ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 85

6

ИЮНЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000



Фото С. Г. Жилина, январь 1990 г.

Ботаники России сердечно приветствуют Армена Леоновича Тахтаджяна, почетного президента Русского ботанического общества, и поздравляют его с 90-летием со дня рождения и 70-летием научной и педагогической деятельности. Армену Леоновичу посвящаются 6 и 7 номера Ботанического журнала за 2000 год. Авторы публикуемых статей, а также многочисленные друзья, коллеги и ученики Армена Леоновича из стран ближнего и дальнего зарубежья желают Армену Леоновичу бодрости и здоровья.

УДК 582 (091) (47 + 57)

© Р. В. Камелин

СИСТЕМАТИКА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В РОССИИ (ВЕХИ ИСТОРИИ)

R. V. KAMELIN. SYSTEMATICS OF VASCULAR PLANTS IN RUSSIA (HISTORICAL LANDMARKS)

Приведено изложение докладов, прочитанных 24 мая 1999 г. на заседании Ученого совета Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, посвященном 285-летию института, и 18 января 2000 г. на заседании секции флоры и растительности РБО.

Ключевые слова: систематика, Россия, ботаника, история.

История ботаники в России с самого начала и по сей день — это прежде всего история познания ее флоры. Географические особенности нашего, до сих пор крупнейшего в мире государства при любых практических запросах общества к ботанике диктовали необходимость точного знания того, что растет на этом обширном и разнообразном пространстве. Познание же флоры немыслимо без систематики растений. Мне уже доводилось выступать с рядом исторических обзоров работ по изучению разнообразия растений в России, такие же обзоры и до меня делали многие другие ботаники. И в них всегда (и вполне объективно) доминировала флористика.

В данном же сообщении я хотел бы проследить именно основные этапы истории собственно систематики (а именно монографической систематики) сосудистых растений в России.

Мы знаем, что наука интернациональна вообще, а систематика растений, конечно же, самый интернациональный раздел ботаники, всегда создававшийся всем мировым сообществом ботаников-систематиков. Этот раздел ботаники (по крайней мере со времен К. Линнея) использует в своей деятельности всю совокупность информации, накопленной поколениями ботаников-систематиков, включая и весь груз заблуждений и ошибок. Увы, и этот груз нам приходится проверять снова и снова.

Поэтому в истории систематики растений в любой стране мира можно выделить по крайней мере 2 основных подхода. Один подход, более строго хронологический, должен и строго соответствовать этапам истории систематики растений во всем мире, а следовательно, отражать и смену парадигм в рамках тех или иных общемировых ботанических школ. Так и пишется чаще всего история систематики, ограничиваясь прежде всего макросистематикой (общими системами растительного мира, или сосудистых, или цветковых растений), ее основаниями и идеями и немногими великими деятелями.

Другой подход, менее строго хронологический, но с охватом значительно большего объема объектов исследования систематиков — от общих систем макросистематики до частных систем отдельных семейств, родов и групп видов. В этом случае в рамках одних периодов сосуществуют многие варианты идейного обоснования работ систематиков вплоть до противоположных. И следовательно, этот подход более личностный (а при обилии личностей он очень редко применяется в истории ботаники, касающейся больших отрезков времени).

Я выбираю, скорее, сочетание обоих подходов. В истории систематики растений в одной (даже обширной) стране мне кажется несправедливым, излагая достижения великих ботаников, совершенно упустить большое число других достойнейших «Grasfresser»-ов, как уничижительно именовал систематиков Маттиас Якоб Шлейден

(а немецкий смысл этого слова скорее «травожрущие»), чем «травоядные». А значит, я должен заранее просить извинить меня за затянутые перечисления имен и фамилий систематиков, перемежающиеся с названиями объектов их исследований (sive — их «жертвами»). Поверьте мне, что имена эти тщательно отобраны из значительно большего числа деятелей систематики.

Более чем два с половиной века истории систематики сосудистых растений в России можно разделить на относительно небольшое число периодов разной длительности, которые отражают и основные вехи истории систематики в мировой науке, и некоторую специфику чисто российской истории, и в какой-то мере особенности смены отдельных поколений ботаников в России (в связи со сменами в системе образования, науки и культуры).

Первый период — натуралистический. В России он длился долго, более века, — с 1714 г. (основание Аптекарского огорода) до 1824 г. (год организации Ботанического музея Академии наук и год реорганизации Медицинского (Ботанического) сада в Императорский Ботанический сад). В мировой ботанике это время реформы К. Линнея, ботанической деятельности Карла Вильденова, Иоганна Вольфганга Гете, Жана-Батиста Ламарка и Александра Гумбольдта. В русской истории — период от Шведской войны Петра Великого до Отечественной войны 1812 г. и последних лет царствования Александра I. В полном соответствии с бурной отечественной историей и в культуре России (в отличие от более ровного течения ее на Западе) происходит совершенно невиданный всплеск к концу этого периода. В литературе — от силлабических виршей монахов Кариона Истомина и Феофана Прокоповича до веселого гения Пушкина, в музыке — от строгих кантов по канонам Ивана IV до величественных церковных концертов глуховских уроженцев Максима Березовского и Дмитрия Бортнянского и до светских баллад и романсов Верстовского; в живописи и скульптуре (которых, вообще говоря, ранее и не существовало) — до крестьянских портретов Алексея Венецианова и памятников Мартоса. И в гуманитарных науках, в математике и физике — тот же подъем. Не то в русской систематике растений. Бóльшая часть ученых, занимающихся ботаникой в этот период, в сущности натуралисты широкого профиля, а то и профессиональные медики, многие из них проводят значительную часть недолгих жизней в изнурительных многолетних путешествиях. В Академии наук — это Иоганн Гмелин, Степан Крашенинников, Георг Штеллер, Иоганн (Юхан) Фальк, Эрик Лаксман, Иван Лепехин, Петр-Симон Паллас, Иоганн Сиверс, Тимофей Смеловский, Иоганн Рудольф (и еще до десятка деятелей); в Аптекарском огороде (Медицинском саде) и Медико-хирургической академии — Иоганн Сигезбек, Григорий Соболевский, Ясон Петров; в Московском университете — Георг Гофман (Григорий Федорович Гофман); в Харьковском университете — Фридрих Маршалл Биберштейн (барон Федор Андреевич Биберштейн); наконец, в Горенском ботаническом саду графа Разумовского — Фридрих Христиан Штефан (Федор Христианович Стефан) и Фридрих Эрнст Людвиг Фишер (Федор Богданович Фишер). Многие из перечисленных ученых — блестящие коллекторы «трех царств натуры», и даже прекрасные флористы, но настоящими систематиками растений из них можно считать лишь И. Гмелина, как первооткрывателя огромного количества сибирских видов и родов растений, И. Сигезбека, всерьез занимавшегося родом *Aconitum*, и П.-С. Палласа, а также московского профессора Г. Ф. Гофмана, а в начале деятельности — и его ученика Л. Гольдбаха (диссертация по роду *Crocus*). Как систематик в этот период начал свою деятельность и Ф. Фишер, описавший тогда ряд видов тропических экзотов из богатых коллекций Горенок. Как натуралисты и И. Гмелин, и П.-С. Паллас каждый по-своему не уступали не только К. Вильденову, но и самому К. Линнею, но роль их как собственно систематиков растений, конечно, менее значима. Что касается Гмелина, то мы знаем о нем замечательный отзыв К. Линнея: «Гмелин один открыл столько растений, сколько все ботаники его времени вместе». Но мы знаем и то, что ни виды, ни роды Гмелина не сохранили его авторства в результате реформы К. Линнея (который проработал, как я мог убедиться,

лишь 3 тома «Flora sibirica» Гмелина). П.-С. Паллас, описавший множество растений из разных групп, лишь в последний период своей жизни создал 2 собственно монографии, которые обозначили, однако, некоторые сквозные темы русской систематики, это «Species Astragalorum» и «Illustrationes plantarum imperfecte vel nondum cognitarum» (с описанием солянок из разных родов маревых). И астрагалами, и маревыми будут заниматься многие русские систематики. Г. Гофман, как известно, был одним из отцов лихенологии, но наиболее важным его систематическим сочинением считается «Genera plantarum Umbelliferarum» (2 различных издания). Именно в нем он проявил себя тончайшим систематиком, глубоко проникнувшим в суть сложнейшей группы зонтичных. И это семейство — традиционный объект русской систематики.

Второй период — становление российской систематики. Он охватывает значительно более короткое время — около 40 лет (с 1824 г. до примерно 1859 или 1863 г. — года смерти Н. С. Турчанинова). В мировой ботанике это время де Кандоллей и Роберта Броуна. В русской истории это период царствования Николая I от восстания «декабристов» и суда над ними до Крымской войны, а затем начала реформ Александра II, завершающийся освобождением крепостных крестьян. Вообще в целом — это время реформ общества России, ибо крестьянские реформы, хотя и ползуче, начались в начале царствования Николая и после бездарной Крымской кампаний они вынужденно ускорились. Официальная идеология времени по формуле «православие, самодержавие, народность», однако, постоянно подрывалась революциями в Европе и их отголосками в Империи; в обществе рос раздор, образовательная политика постепенно становилась все более суровой. Но это время неуклонного роста могучей российской культуры (особенно литературы и музыки). Развитию же систематики растений в это время способствовал целый ряд благоприятных условий. Во-первых, постепенно в России накапливались богатые гербарные коллекции, особенно связанные с экспансией России на восток (в Восточную Азию и на запад Америки) и с развитием парусного флота. Во-вторых, этому способствовали и некоторые субъективные обстоятельства начала царствования Николая I, в частности решение об удвоении штата Академии наук, увеличение числа открытых университетов и ряда других образовательных учреждений высшего типа (Киевский университет Св. Владимира, Горыгорецкий сельскохозяйственный институт, Лесной институт в Петербурге, Технологический институт), основание Русского географического общества. Число профессиональных ботаников росло, а число систематиков по преимуществу выросло особенно заметно. Среди них были и выдающиеся исследователи.

Это в первую очередь академик Карл Бернард Триниус (Карл Августович Триниус), основатель Ботанического музея Академии наук, спасший остатки академических гербарных коллекций.[1] Это был выдающийся систематик злаков (агростолог), фактически определивший основы системы внетропических групп злаков на долгие годы, установивший много родов и лично описавший более 300 видов злаков. Исследование злаков также традиционно для нашей систематики. Судя по поступкам (и воспоминаниям о нем) Триниус был замечательным человеком, опекавшим многих молодых ботаников, он писал и стихи. Близким сотрудником Триниуса по Ботаническому музею и профессором Петербургского университета (с момента его реорганизации из Главного Педагогического института) был Густав Бонгар (в России — Густав Петрович Бонгард). Он начал обработку богатых гербарных материалов из Бразилии, доставленных Г. Лангсдорфом и Риделем, причем опубликовал в 4 частях монографию о бразильских *Eriocaulon*, работу по сем. *Podostemaceae*, описания новых родов *Melastomaceae*, а также некоторых других новых таксонов. Триниус же пригласил в Петербург и Франца Ивановича Рупрехта, в дальнейшем сменившего Триниуса в кресле академика. Рупрехт, безусловно, один из самых ярких и разносторонних ботаников, работавших в этот период в России, стал и замечательным

---

[1] П.-С. Паллас продал в Лондон в составе своего личного гербария большую часть академических коллекций, увезенных им в Крым для работы.

флористом, и выдающимся альгологом, а также лихенологом, одним из отцов русской геоботаники (и сам термин этот — его!). Но Рупрехт — и замечательный систематик. Он начал работать по злакам еще до встречи с Триниусом — в Праге (и Вене), а по приезде в Петербург сначала монографически исследовал бамбуки, а затем вместе с Триниусом обработал и ковыльные злаки (увеличив число их ровно на треть!). Злаками он занимался и в дальнейшем, но стал также знатоком *Umbelliferae*, *Primulaceae*, *Campanulaceae*, а также папоротников и плаунов. Именно к Триниусу и его кругу в петербургский период жизни тяготел и Н. С. Турчанинов.

Другой важный полюс развития систематики в России сформировался в том же Петербурге, в преобразованном в Императорский ботанический сад бывшем Медицинском саду. Сюда перешел после упразднения Горенского сада Федор Богданович Фишер, одновременно игравший видную роль и в Московском обществе испытателей природы (ботаническом его разделе). Сам Фишер, несмотря на обременительную административную работу в Ботаническом саду, требовавшем полного переустройства, а фактически — строительства заново всего (от оранжерей до гербария), все же занимался и систематикой *Zygophyllaceae*, *Scitaminae*, написал он и монографию рода *Geum*, видов *Astragalus* из группы *Tragacantha*, описал замечательный род бобовых *Gueldenstaedtia*, а также работал по бальзамическим тополям, по видам рода *Adenophora*. Он же привлек к работе в Ботаническом саду Карла Андреевича (Карла Антона) Мейера, одного из учеников и молодых сотрудников дерптского профессора Карла Фридриха Ледебура, организатора работ и основного автора двух выдающихся трудов «Flora altaica» и «Flora rossica».

«Flora rossica» — труд замечательный для своего времени и до сих пор единственный специальный труд по территории собственно России (правда, без части Дальнего Востока, но зато с включением русских владений в Америке). Он, конечно, требовал от Ледебура, бывшего его основным автором, качеств систематика (которые он и проявил особенно в обработках *Ranunculaceae*, *Fabaceae* и *Compositae*). Но все же 2 своим ученикам он привил именно любовь к систематике.

Из них Карл Мейер, безусловно, стал одним из наиболее активных и способнейших систематиков своего времени. Он был и прекрасным флористом, полевым исследователем не только Алтая, но и Кавказа, автором локальных Тамбовской и Вятской флор (и организатором серии изданий подобных локальных флор России). Но более всего он прославился как систематик. Излюбленными объектами его были *Rosaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, немало он работал и с *Cyperaceae* (в частности, обработал мексиканские сборы!), *Cruciferae* (особенно *Alyssum*). Лучшей его работой единодушно считают монографию рода *Ephedra*, но, пожалуй, более сложные проблемы ему удалось прекрасно решить в монографиях *Cornus* группы *Thelycrania* (ныне *Swida*), рода *Agrimonia*, и совершенно особое значение имеют его разработки системы *Polygonaceae*, *Thymelaeaceae* (родство *Daphne*) и *Caprifoliaceae*.

Второй ученик Ледебура — Александр Бунге был моложе на 8 лет, и его деятельность принадлежит следующему периоду развития систематики.

С Ф. Б. Фишером был тесно связан выдающийся ботаник финского происхождения Христиан Стевен, долгие годы руководивший Никитским ботаническим садом и бывший большим знатоком флоры Крыма. Стевен любил систематику и был к ней очень способен, хотя почти не оставил крупных трудов. Он, в частности, начал разработку системы рода *Pedicularis* (традиционный затем русский объект!), хорошо знал *Boraginaceae* и оригинально пытался разделить уже тогда казавшийся крупным род *Astragalus* на более мелкие роды.

Еще одним из видных ботаников этого круга был Рудольф Эрнестович Траутфеттер (Эрнст Рудольф Траутфеттер), в тот период своей жизни — профессор, а затем и ректор (12 лет!) Киевского университета Св. Владимира. Разнообразные интересы его включали и систематику многих групп (наиболее известны его работы по родам *Salix*, трибе *Trifolieae*, родству *Sameraria* — *Isatis*, роду *Pentastemon* и обработка колокольчиковых России). Правда, как систематик он очень неровен, а ряд его обработок далеко не по-немецки неряшлив.

К Фишеру и Мейеру тяготели и Эдуард Аве-Лаллеман (занимавшийся родами *Tulbaghia* из лилейных и *Satureja* (*Labiatae*), Федор Иванович Базинер (монография *Hedysarum*). Нельзя не сказать и о том, что Траутфеттеру на киевской кафедре предшествовал выдающийся флорист Вилибальд Готлиб Бессер, который всю жизнь занимался также систематикой рода *Artemisia* и много сделал для познания восточноевропейских видов *Rosa*. В Киеве работал также Антон Лукианович Андржейовский, также способный флорист и систематик (большой знаток *Cruciferae*; часть родов и видов, выделенных им в рукописной работе, которую он, видимо, отослал и де Кандоллю-отцу, были приняты последним с авторством Андржейовского).

Еще один круг общения систематиков сложился со временем вокруг Н. С. Турчанинова.[2] По моему мнению, именно Турчанинова следует считать **первым** из великих русских систематиков. Несмотря на то что значительную часть жизни Н. С. совмещал занятия ботаникой с административными постами, он все же сумел в глубине России создать один из лучших по подбору видов гербариев мировой флоры и описать на его базе огромное количество видов и родов цветковых растений, в том числе из различных регионов мира, внеся важный вклад в познание таких тропических семейств, как *Myrtaceae*, *Elaeocarpaceae*, *Myoporaceae* и других; очень тщательно он работал также по *Boraginaceae* и *Gentianaceae*. Я уже не говорю о том, что его флора (Даурская и Байкальская) — классический образец флоры по совершенно не изученному ранее региону. Хотя учеников Турчанинова было немного (и жили они обидно мало), но следует отметить, что по крайней мере один из них — С. С. Щеглеев защищал докторскую диссертацию именно по систематике (сем. *Epacridaceae*), но опубликована из нее была лишь часть с описанием новых видов, поскольку автор рано умер.

Немало в этот период и других оригинальных русских работ по систематике. Так, Михаил Александрович Максимóвич в 1831 г. опубликовал первый учебник «Систематика растений»; удивительно разносторонний Илья Григорьевич Борщов в первый период своей деятельности опубликовал монографию по роду *Calligonum* (*Polygonaceae*).

И уж совершенно уникальной фигурой в ботанике этого периода является Павел Федорович Горянинов, долгие годы профессор Медико-хирургической академии, медик и фармацевт, зоолог и ботаник, но также знаток геологии и химии, оригинальный человек и, видимо, масон. Он создал совершенно оригинальную систему всех царств природы, а в собственно растительном царстве, от которого он отделял еще и аморфорганическое (куда включал наряду с Protozoa и грибы, и водоросли), дал оригинальную и очень дробную систему естественных семейств и классов растений. Голосеменные он отделял от покрытосеменных, как отдельный класс, однодольные делил на 2 класса, описал и целый ряд новых семейств (например, *Punicaceae*). В дальнейшем, в особой монографии «Prodromus monographiae Scitaminearum» он еще глубже разрабатывает систему однодольных, а в сцитаминовых выделяет особое сем. *Ammomaceae*. Интересно, что общая система природы Горянинова в книге «Primae lineae Systematis naturae» и в классификации, и в философском и идейном подходе как бы отталкивается в антитезе от рассуждений о системе растительного царства М. Максимовича. Между прочим, очень важно, что в отличие от многих обычных построений системы в виде иерархической лестницы Максимович считал, что у растений она скорее подобна сети! А Горянинов же считал, что принцип системы в целом (и у растений) — развитие по спирали.

Итак, мы видим в тот период уже развитый круг постоянно работающих систематиков. Их, вообще говоря, несколько больше, чем я упомянул, но все же берут они отнюдь не числом, а уменьем. Такие личности из них, как Триниус, Мейер, Рупрехт, Турчанинов, отнюдь не уступают по результатам их работ многим крупным систематикам своего времени, исключая разве отца и сына де Кандоллей.

---

[2] См.: Камелин Р. В., Сытин А. К. Николай Степанович Турчанинов (к 200-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 123—137.

Мне хотелось бы сделать одно отступление. В истории нашей ботаники нередко обсуждается «засилье немцев». Конечно, в первые 2 периода природных немцев, в основном саксонцев из Анхальта (а далее немцев прибалтийских), немало. Но среди них есть и полностью обрусевшие немцы (К. Мейер родился в Витебске, в семье аптекаря, Н. А. Буш — в г. Слободском Вятской губернии, И. Ф. Шмальгаузен — из петербургских немцев; даже пресловутый барон Кистер, столь мерзкий в истории нашего сада, — из помещиков Буйского уезда Костромской губернии). Однако Ф. Рупрехт — богемский австрияк, а университет окончил в Праге, А. А. Бунге — родился в Киеве и род ведет от пленных шведов! Шведы же и Фальк, и Лаксман, а Бонгар — француз (а Христофор Гоби — из обрусевших итальянцев). К. Максимович — природный немец (но, видимо, незаконнорожденный) из Тулы, оттуда же А. И. Шренк. А Н. И. Кузнецов и москвич П. А. Смирнов, как и Б. А. Федченко, — немцы по матери (ведь О. А. Федченко — урожденная Армфельд), а И. Борщов — окончил «Петершуле». И немцы Триниус и Фишер поддерживают молодого Турчанинова в ботанике и избирают его в члены-корреспонденты Академии наук и оформляют его «путешествующим от Алтая до Тихого океана». А вот А. И. Шренка, соперника Г. С. Карелина в Джунгарии, когда он защищает докторскую диссертацию по минералогии, «немцы» же не пускают на свободную кафедру в Дерпт. Поэтому стоит спокойнее и объективнее относиться ко всем личностным (и корпоративным) отношениям в нашей (по крайней мере) науке.

Третий период — расцвет российской систематики, ее «золотой полувек» (1863—1915 гг.). В мировой ботанике это время Джозефа Хукера-младшего и Адольфа Энглера, но это и время Чарльза Дарвина — в биологии. В русской истории это время наибольшего раскрепощения общества, время активного накопления капиталов (и воровства, и всепроникающей коррупции), время то активного земства и хождения в народ, то мрачного застоя; то взрывов терроризма и грома революции, то ухода в мистику, в мракобесие; разгула любых страстей, но и борьбы с народным пьянством. Но русская культура все глубже входит в российское общество, голоса великих Толстого и Достоевского, а затем Чехова, Горького, Л. Андреева слышны не только в кругу образованных людей, живопись вовремя, вровень с Европой, а то и опережая, становится модернистской, музыка выходит на передовые позиции в мире, цветут и театр, и балет. Наука украшена великими именами почти во всех разделах, хотя в гуманитарных науках ощутимы и надломы, и жестокая борьба парадигм.

А в систематике цветковых растений — расцвет, созвездие личностей. Тому способствуют и огромный прирост коллекций в связи с экспансией России на Восток (из Центральной и Восточной Азии, из покоренного Туркестана и вассальных Хивы и Бухары с Кокандом, из Ирана), и растущая в стране сеть высших учебных заведений, и такие общегосударственные задачи для естествоиспытателей, как обеспечение переселения растущего населения страны в новые регионы — «земледельческой колонизации».

Вторым великим российским систематиком следует считать Александра Андреевича Бунге (1803—1890). Из ученика и спутника Ледебура в алтайских путешествиях вырос сначала штатный лекарь в Барнауле и Змеиногорске, затем в Китае, прекрасный флорист-путешественник по Монголии, а затем по Ирану и, наконец, великий систематик (уже в пору, когда он прочно осел на кафедре в Дерпте). Это стало ясно после того, как появились в свет «Anabasearum revisio» (1862 г.), затем 2-томная монография астрагалов Старого Света (1869 г.) и монография рода *Oxytropis*, но Бунге заложил основы систематики и таких родов, как *Tamarix*, *Acantholimon*, *Heliotropium*, *Pedicularis*, *Jurinea* и *Cousinia*. В конце жизни Бунге был мировым авторитетом в маревых, бобовых (особенно в трибе *Galegeae*), он существенно скорректировал и систему *Labiatae*. Но не менее важно, что Бунге несомненно укрепил своим авторитетом представление о виде как реальном природном образовании (именно географической расе). Бунге широко использовал данные систематики и в ботанико-географических обобщениях. Его монография «Pflanzengeographische

Betrachtungen über die Familie der Chenopodiaceen» (1880 г.) с представлениями о 10 автохтонных центрах развития маревых, роли литоралей в освоении маревыми более поздних пустынных областей сильно повлияла на А. Энглера.

В это же время во главе Ботанического сада находился Эдуард Людвикович Регель (Эдуард Август Регель) (1814—1892). Он родился в г. Гота в Тюрингии, университет закончил вольнослушателем в Бонне, одновременно работал садовником, а в Россию попал уже зрелым ученым-садоводом из Цюриха, имея за собой славное имя выдающегося садовода, теоретика и практика, а также несколько монографий (по *Erica*, *Gesneriaceae*, *Amaranthus*), ряд статей по взаимоотношениям видов родов *Aegilops* и *Triticum*, а также множество чисто садоводческих публикаций. В России Регель (поначалу даже совершенно не говоривший по-русски) вырос в личность, совершенно невероятную по масштабам деятельности: крупный администратор, общественный деятель, публицист, величайший в России и мире (вместе с Линдли) авторитет в садоводстве и выдающийся ученый-систематик, монограф *Betulaceae* (2 монографии и еще 6 работ), *Allium* (первая и единственная по охвату всех луков мира монография, состоящая из 3 последовательно созданных частей), *Tulipa*, *Eremostachys* и *Phlomis*, *Vitis*, автор множества других, более мелких разработок систем разных родов цветковых, человек, обработавший множество материалов из Туркестана и Джунгарии, Бухары и Туркмении и описавший около 1000 новых видов растений (частично вместе с сотрудниками). Одновременно он создал одну из важнейших русских помологий, русскую дендрологию, 3 пособия по цветоводству. Общее же число работ Регеля, по подсчетам В. И. Липского, включая заметки по отдельным видам садовых растений, составляет 2890 публикаций! Несомненно, что Эдуард Регель должен быть признан **третьим** великим российским систематиком, причем представления его о виде у растений (опубликованные, к сожалению, лишь отрывочно и только по-немецки) были очень интересны и своеобразны (поскольку, понимая виды обычно как крупные комплексы форм, он одновременно указывал на широкое развитие, особенно в культуре, гибридизации). Фактически он имел и немало учеников, среди которых крупные систематики О. А. Федченко и Б. А. Федченко, Константин Юрьевич Винклер, Иван Густавович Клинге, Иван Федорович Шмальгаузен, Карл Федорович Мейнсгаузен и др.

Четвертым великим российским систематиком является Карл Иванович Максимович (1827—1891) — замечательный путешественник и флорист, крупнейший знаток флор Китая и Японии в то время и непревзойденный систематик многих труднейших групп. Особенно много он сделал для создания систем *Rosaceae — Spiraeoideae*, родов *Rhododendron*, *Pedicularis*, *Primula*, *Acer*, *Lespedeza*, *Deutzia*, *Hydrangea*, *Lilium*, *Ophiopogon*, группы родства родов *Cymbaria—Bungea—Monochasma*, рода *Illicium*. Несмотря на то что работал он очень осторожно, понимая в целом виды крупно, он тоже впервые описал, вероятно, не менее полутысячи новых видов растений. В своих теоретических воззрениях он явно следовал за Бунге, также разрабатывая метод географо-морфологический и часто разбирая именно ряды викаризма (серии близких видов, географически замещающих). Безусловно, что он сильно повлиял на развитие С. И. Коржинского и особенно В. Л. Комарова. Авторитет Максимовича как систематика в мире был очень велик, а в Японии он до сих пор почитаем как один из «отцов японской систематики».

В тот же период полностью уместилась короткая, но исключительно емкая жизнь в науке одного из ярчайших русских гениев Сергея Ивановича Коржинского (1861—1900). Выдающийся флорист, основатель казанской школы геоботаники и ботанической географии, он одновременно был и замечательным систематиком-теоретиком. Фактически именно Коржинский вместе с Р. Веттштейном окончательно оформил и ясно изложил географо-морфологический метод систематики, четко определив, что и виды, и подвиды растений — это природные расы (Proles), различающиеся лишь степенью их реальной обособленности друг от друга в природе. Будучи по своим воззрениям на природу эволюционистом, он, однако, выступил и с оригинальным взглядом на характер видообразования у растений, начав разработку теории гетеро-

генеза («Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов». Ч. 1. 1899), которую вместе с учением о мутационном процессе Гуго Де Фриза, появившимся почти одновременно, можно считать началом разработки синтетических теорий эволюции, построенных и на воззрениях Ч. Дарвина, и на основе тех фактов, которые затем стали достижениями современной генетики, во времена Коржинского лишь начинавшей оформляться в новое направление в науке. Я не могу в этом кратком обзоре останавливаться более подробно на несправедливой и злобной критике, которой сопровождались, начиная с К. А. Тимирязева, многие дальнейшие упоминания об этой работе Коржинского. Я скажу лишь, что сам Ч. Дарвин всю жизнь собирал подобные факты, о чем мир узнал лишь после его смерти, а между тем Коржинский как раз выдвинул эту теорию на основании своих работ с культурными растениями и их сородичами, на базе разработки системы рода *Adenophora* (*Campanulaceae*), а «лебединой песней» его стала далеко не случайно монументальная «Ампелография Крыма». К сожалению, он умер, не дожив и до 40 лет! (И достаточно прочитать некролог о нем Андрея Сергеевича Фаминцына, чтобы понять, как его воспринимали современники).

Безусловно влияние Коржинского на В. Л. Комарова. И я числю С. И. Коржинского **пятым** великим российским систематиком, а **шестым** как раз Владимира Леонтьевича Комарова, о котором написано много, но лучше всего о масштабе его личности как систематика говорят его работы — двухчастное «Введение к флорам Китая и Монголии» и «Учение о виде у растений», а также многие более мелкие, собранные в первом томе его собрания сочинений. Как теоретик систематики Комаров велик тем, что в географо-морфологический метод систематики ввел определение вида как единицы племенной жизни (т. е. однородной генетически), а в метод рядов, начатый разработкой Бунге и Максимовичем, — именно эволюционный (а не викарно-географический или таксономический) и более универсальный смысл. Как практик-систематик он дал примеры обработок именно в рамках его теоретических разработок — самых разных групп растений (от можжевельников и тополей до караган и кодонопсисов и многих иных).

Говоря о Комарове, нельзя не вспомнить о том, что сам он происходил из гнезда Андрея Николаевича Бекетова — крупнейшего русского ботанико-географа, в систематике себя проявившего только в неоконченном университетском курсе ботаники. Но в гнезде этом явился еще один крупнейший русский систематик — Николай Иванович Кузнецов, заслуги которого в систематике едва ли не больше его общепринятых заслуг в геоботанике и ботанической географии. Создать в пору расцвета деятельности Энглера, почитаемого Кузнецовым, оригинальную собственную систему (1914 г.) мог только ботаник, магистерская диссертация которого (!) была посвящена системе типового подрода рода *Gentiana* (это труд на 531 странице!) и который создал еще целый ряд монографических обработок по *Boraginaceae*, а для «Flora Caucasica — Critica» обработал 7 семейств. Вокруг же издания этой флоры под влиянием Кузнецова создалась целая школа систематиков и ботанико-географов, среди которых уже в этом «золотом периоде» выделялись Н. А. Буш (*Ranunculaceae*, *Cruciferae*) и А. В. Фомин (*Campanulaceae*, *Pteridophyta*), а в дальнейшем А. А. Гроссгейм и Д. И. Сосновский.

В кругу Бекетова вырос и такой своеобразный систематик, как Христофор Яковлевич Гоби, создатель еще одной оригинальной системы растений (но занимавшийся главным образом низшими растениями). Общее же число ботаников, работавших в тот период как систематики (хотя бы отчасти), очень возросло (среди них упомянем и В. И. Липского — главного ботаника Сада периода директорства Фишера фон-Вальдгейма, и В. Н. Сукачева, работавшего по систематике берез).

Заложены были и основы отечественной школы систематики культурных растений. Вслед за Александром Федоровичем Баталиным и Сергеем Ивановичем Коржинским этим начал заниматься Роберт Эдуардович Регель, привлекший к изучению культурных растений далее и Константина Александровича Фляксбергера, и Николая Ивановича Вавилова.

Этот «золотой полувек» оборвали первая мировая война и революция в России.

Период разрухи и восстановления утраченных связей с мировой систематикой был сравнительно небольшим (с 1916 примерно по 1930 г.), но очень важным для русской систематики. В мировой науке это время Ханса Халлира и великих американских ботаников — М. Фернальда, Д. Смолла, Ф. Клеменса. В проигравшей войну России, охваченной революцией, гражданской войной, борьбой с интервентами, казалось бы, было не до культуры и не до науки. Тем не менее в культуре с этим временем связан расцвет различных модернистских школ, революционизирующих само мышление художников, писателей, музыкантов. Науке же пришлось тяжело. Она много потеряла и с расторжением связей с мировым научным сообществом, и с потерей многих деятелей в войне и разрухе, а также с эмиграцией многих видных ученых, лишь часть которых затем вернулась.

Систематика растений при этом не только в основном сохранила кадры, кроме тех, кто умер естественной смертью еще до войны, но даже неожиданно быстро их прирастила. Сохранены в основном были и коллекции. Однако систематические публикации возобновились по существу лишь с 1920-х гг. Сразу же обнаружилось, что в Петербургском (Петроградском) саду растет и новое поколение систематиков-ботаников. Это был прежде всего результат деятельности Бориса Алексеевича Федченко, который то начинал одну за другой работы по региональным флорам, то затевал обработку тропических материалов, но, главное, наладил выпуск «Ботанических материалов Гербария» — серийного издания по систематике. С Федченко постоянно работали Р. Ю. Рожевиц и Н. В. Шипчинский. Среди его учеников отметим Е. Г. Боброва, Н. Ф. Гончарова, О. Э. Кнорринг, Н. А. Базилевскую, А. Г. Борисову, отчасти А. И. Толмачева и др. В это время появляются в Гербарии БИН и духовно более близкие В. Л. Комарову В. И. Кречетович, С. В. Юзепчук, П. Н. Овчинников, а затем и А. И. Пояркова (через палеоботанику), Е. Г. Победимова (через «Комаровскую» оранжерею) и, наконец, С. А. Невский (через А. П. Ильинского). В это же время в Ботаническом музее Академии работали Иван Парфентиевич Бородин и Дмитрий Иванович Литвинов, Николай Адольфович Буш, и около них в связи с проектом «Флора Сибири и Дальнего Востока» появлялась молодежь. В Московском университете при Гербарии, который возглавлял М. И. Назаров, тоже появилась молодежь комаровской ориентации (Н. В. Павлов, С. Ю. Липшиц). Благодаря В. Л. Комарову некоторые ботаники смогли поработать и в Монголии (как систематику в этом повезло Я. И. Проханову). Постепенно оживала работа на Кавказе (в Тифлисе), где вновь занялись систематикой А. А. Гроссгейм, Д. И. Сосновский, а отчасти и Б. К. Шишкин, работавший в Томске, но занимавшийся и обработкой сборов из Турецкой Армении. Наконец, в связи с бурной деятельностью Н. И. Вавилова по созданию Института растениеводства при этом институте также стали работать и уже известные ботаники, и молодежь.

Но совершенно неожиданно возник и новый центр флористических и систематических исследований в Ташкенте при университете. Это был результат энергичной деятельности группы молодых ученых, работу которых идейно возглавил Михаил Григорьевич Попов, профессионально занимавшийся бобовыми (особенно родом *Astragalus*), бурачниковыми, маковыми, губоцветными и написавший монографию по азиатским видам рода *Zygophyllum*. В эту группу входили также Е. П. Коровин (*Umbelliferae*, *Chenopodiaceae*), М. В. Культиасов (*Compositae*), В. П. Дробов (*Gramineae*) и талантливейший систематик А. И. Введенский (*Liliaceae*, но особенно роды *Allium*, *Tulipa*). Систематические исследования на региональном материале велись и в Томске.

Очень важной деятельностью в эту пору становления систематики на просторах нового государства занимался Борис Михайлович Козо-Полянский в провинциальном Воронеже. Он начал работу как систематик *Umbelliferae* еще в пору учебы в Московском университете, опубликовав монографию *Bupleurum*, а затем подготовив 2 выпуска обработок зонтичных для «Флоры Азиатской России» Б. А. Федченко. В Воронеже Козо-Полянский в 1922 г. выпустил замечательную (революционную по духу) работу «Введение в филогенетическую систематику высших растений», в

которой познакомил наших ботаников с принципиально новыми подходами к системе цветковых Х. Халлира, с новейшими морфологическими разработками по цветку и с оригинальной собственной системой цветковых, построенной на базе этих подходов (в 1923 г. он в Москве защитил по основным положениям этой новой системы магистерскую диссертацию!). Блестящая эрудиция Б. М. Козо-Полянского, его ярко выраженный теоретический склад ума, соединенный с публицистическим пафосом, а также полная отдача в труде позволили ему даже в Воронеже опубликовать целую серию книжечек по теории ботаники, содержанием которых он буквально заражал новое поколение систематиков. Несомненно, что Козо-Полянский разбудил и гений А. Л. Тахтаджяна.

Следующий период можно назвать и просто «советским», можно — «периодом взлета или серебряным полувеком», можно — и периодом «Флоры СССР». Он начался в 1931 г. (образование Ботанического института АН), а конец его пришелся примерно на 1971 г. (начало подготовки Ботанического конгресса в Ленинграде). В мировой ботанике это период без ярких лидеров (хотя блестящих систематиков и крупных деятелей в других областях ботаники немало). Ярчайшее же событие этого периода — создание «Флоры СССР».

Ход мировой истории (и истории России) определяется в это время противостоянием различных систем общественной организации человечества. Период буквально прерывается жесточайшей из мировых войн, охватившей Европу, Азию и даже Африку. На большем отрезке времени этого периода и мировая культура, и мировая наука разорваны. Как в мировой культуре, так и вообще в истории общества появляется большое число «параноидальных» личностей. В какой-то мере это свойственно даже науке (и в России ярко проявляется в «лысенкизме»). В систематике растений до войны господствует немецкоязычная литература, а англо-американская систематика развивается в изоляции; после войны параллельно, с минимальными контактами развиваются англоязычная и русскоязычная литературы.

«Флора СССР» действительно была крупнейшим проектом в систематике и флористике этого периода. В создании ее участвовал большой коллектив ботаников, среди которых были и маститые ученые, и молодые систематики, и даже непрофессионалы-систематики. Единство стиля (а в какой-то мере и уровня) обработок обеспечивала при этом достаточно жестко проводимая концепция вида — географической расы. Для развития систематики растений в России (и СССР в целом) значение этой работы было очень велико: в процессе ее создания было выполнено значительное число подлинно монографических работ по разным группам и выросло даже не одно, а фактически 2 поколения систематиков. Интересно, однако, что некоторые из видных систематиков (и во время начала издания, и даже в самый разгар его) в создании «Флоры СССР» не участвовали (Б. М. Козо-Полянский, П. А. Смирнов, после войны — А. Л. Тахтаджян и др.). Но исключительно важно понимать еще и то, что «Флора СССР» стала как бы центром обширной сферы работ по флористике и систематике, которые проводились при параллельном с нею создании целой серии республиканских и региональных «флор» в СССР (большая часть которых была создана по ее образцу), а также при создании ряда описательных «флор» в странах Юго-Восточной Европы (прежде всего сводок по флоре Румынии, Сербии, позднее — Болгарии, Словакии и Чехии).

В обширной литературе по «Флоре СССР» мы легко обнаружим и самые лестные отзывы об этом монументальном труде советских ботаников. После его завершения в печати отразилась полемика, которая в действительности в коллективе наших систематиков была даже в устных выступлениях и оценках значительно более жесткой. Она касалась оценок того, кто же больше сделал для создания «Флоры СССР» в целом и отчасти уточнения авторства отдельных обработок.

В данном сообщении, однако, меня вдохновляет несколько иной подход к этому замечательному труду наших ботаников. Мне хочется оценить роль «Флоры» в научных судьбах тех из ее участников, кто по праву может считаться монографом-

систематиком, знатоком тех или иных групп в полном объеме (или почти в полном объеме). Конечно, в составе авторов было немало таких ученых, которым в работе по «Флоре СССР» довелось лишь еще раз подтвердить свой статус систематика-монографа высшей пробы, который ими был достигнут значительно раньше. Прежде всего это В. Л. Комаров, Н. А. Буш, А. В. Фомин и Б. А. Федченко. Среди обработок Комарова выделяются в первую очередь его очень интересная по структуре географической характеристики видов обработка собственно голосеменных и большая обработка рода *Polytonum* (одну секцию которого обработал перед этим ученик Комарова В. А. Петров, а еще одну секцию — перешедший к Комарову ученик М. М. Ильина (и отчасти Б. А. Федченко) Ю. С. Григорьев). Эта обработка, комментируемая В. Л. Комаровым еще и в монографии «Учение о виде у растений», — ярчайший пример собственно комаровского построения рядов в родственных группах большого возраста.

Николай Адольфович Буш (при участии И. Т. Васильченко, Е. Н. Синской и еще некоторых ботаников) обработал сем. *Cruciferae*, пожалуй, менее ярко, чем в большой обработке этого семейства для «Флоры Сибири и Дальнего Востока» (структуру описаний в которой он разрабатывал сам).

Александр Васильевич Фомин обработал папоротники тоже менее ярко, чем во «Флоре Сибири и Дальнего Востока», но причина этого была в том, что именно 1-й том «Флоры СССР» был подготовлен в ситуации, когда концепция всего издания в полемике между учениками Б. А. Федченко и В. Л. Комарова (в которой практически не участвовали оба маститых систематика) еще не определилась. Властная рука В. Л. Комарова как редактора и вдохновителя сводки в полной мере начинает чувствоваться лишь с ее 3-го тома.

Борис Алексеевич Федченко, несомненно, выдающийся флорист, создатель и вдохновитель множества флористических сводок, как систематик был очень неровным. Он мог создать и прекрасную обработку небольшой группы практически из любого семейства, и систему достаточно крупного рода, но постоянно отвлекался на самые различные (и достаточно рядовые) обработки во «флорах» и определителях. Во «Флоре СССР» он обработал часть лилейных, род *Iris* (без секции *Juno*, которую обработал А. И. Введенский), значительную часть бобовых и ряд других групп. Интересно то, что, всю жизнь занимаясь лилейными, а также ирисами, прекрасно зная, в том числе в культуре и природе, тюльпаны, ирисы, многие луки, Федченко в сущности и не пытался разработать систему ни одного из этих родов. Значительно интереснее он (вместе со своими учениками и сотрудниками) поработал по системе целого ряда родов бобовых (особенно *Hedysarum*, *Oxytropis*, совместно с И. Т. Васильченко — *Vicia*).

Все эти маститые систематики ушли из жизни значительно ранее окончания всего издания.

К началу работ по «Флоре СССР» уже проявили себя как хорошие систематики Б. К. Шишкин, М. М. Ильин, С. В. Юзепчук, но именно в работе над «Флорой» они выросли в выдающихся систематиков-монографов мирового уровня.

Борис Константинович Шишкин вынес на своих плечах основную работу по редактированию «Флоры СССР» (за исключением ряда первых томов и примерно трех последних), но он же совместно с Л. П. Сергиевской завершал издание «Флоры Западной Сибири» П. Н. Крылова, редактировал ряд республиканских «флор». Он исключительно много сделал для проведения в жизнь нашей систематики идей В. Л. Комарова, хотя теоретических работ не любил и даже избегал. Во «Флоре СССР» он показал образцы критической ревизии состава сложнейших семейств *Caryophyllaceae* (при участии ряда других ботаников), *Umbelliferae* (при участии Е. П. Коровина и И. П. Манденовой), а также сложных родов *Senecio*, *Taraxacum* (обработка была окончательно завершена Н. Н. Цвелевым), обработал он и род *Dracocephalum* (который он очень любил), а также ряд других групп. Многие работы его превосходны прежде всего по мере сочетания традиций, отработанных в крупных группах поколениями систематиков, и важных изменений, предлагаемых самим

Шишкиным. Авторитет Шишкина как систематика гвоздичных и зонтичных в годы его работы был очень велик.

Модест Михайлович Ильин начинал заниматься мальвовыми, сложноцветными и затем маревыми еще в 1920-е годы. В частности, он начал важное преобразование в трибе *Cardueae* сем. *Compositae*. Во «Флоре СССР» Ильин (с небольшим участием П. Эллена) создал по существу оригинальный вариант системы *Chenopodiaceae*, развивающей традиции Бунге. В послевоенный период он был наиболее авторитетным монографом семейства маревых в мире. Но он обработал также во «Флоре СССР» и «Флоре Туркмении» семейство мальвовых, причем в роде *Alcea* наиболее полно провел концепцию мелких рас — видов, не замещающих друг друга вполне географически. Обработки же сложноцветных во «Флоре СССР», выполненные Ильиным (или его последними учениками), к сожалению, отразили и состояние его здоровья к этому времени. Ильин был также оригинальным ботанико-географом, организатором ресурсоведческих работ. Наконец, он много размышлял и над проблемами филогенеза цветковых растений и опубликовал часть этих разработок.

Сергей Васильевич Юзепчук, в систематике развивавшийся как бы на грани школ В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова, в начале своих систематических работ наряду с исследованием сложных групп родов в сем. розоцветных, видообразование в которых идет во многом на основе гибридизации и связанного с нею обособления агамных рас, занимался также родом *Cousinia*, где начал пересмотр системы рода, созданной К. Винклером. Он заложил совершенно новые основы систематики дикорастущих видов рода *Solanum*, близких к культурному картофелю. В послевоенных обработках для «Флоры СССР», начиная с обработки подсем. *Rosoideae* сем. *Rosaceae*, а затем в обработках родов *Linum*, *Scutellaria*, *Euphrasia* и др. он показал выдающиеся образцы подходов к систематике самых разных групп. Обработки Юзепчука в большей части предельно оригинальны, представляя нередко совершенно новые системы для крупных родов. Зачастую они по существу выходят за рамки концепции издания. Он опубликовал и ряд теоретических разработок по излюбленным группам растений, завершившихся большой теоретической работой «Комаровская концепция вида», которая показала, что Юзепчук, как никто другой, глубоко оценил именно творческие идеи Комарова в теории расы и в теории рядов и наглядно показал различие расовой организации в разных группах. Одновременно с Юзепчуком (и в общении с ним) подобные же разработки начал и выдающийся украинский систематик Михаил Васильевич Клоков, которому принадлежит идея о необходимости выделения особой науки о расах у растений (фитоэйдологии). Несомненно, что сближению их способствовало и то, что оба были поэтами: Клоков — признанным украинским поэтом и критиком (Михайло Доленго), а Юзепчук — блестящим эпиграмматиком-сатириком (к сожалению, эпиграммы его сохранились лишь в устной передаче и в очень небольшом объеме).

Исключительно ярко проявил себя в обработках для «Флоры СССР» Михаил Григорьевич Попов. Для этого издания он обработал семейства *Papaveraceae*, *Boraginaceae*, совместно с Н. Ф. Гончаровым — один из двух крупных подродов рода *Astragalus*. В обработке бурачниковых он предложил вариант новой системы семейства (в целом) и для многих родов — новые системы или важные изменения в системах. Он и до этого занимался бурачниковыми (в том числе гелиотроповыми) и после обработки для «Флоры СССР» опубликовал ряд монографических обзоров по родам. Как оказалось позднее, в посмертных публикациях, система бурачниковых мира была Поповым проработана и теоретически. И для *Papaveraceae* он также разработал филогенетическую схему (филему развития), также опубликованную посмертно. За рамками «Флоры СССР» Попов разработал системы родов *Cicer*, *Eremostachys* и дал их монографические описания, в которых одновременно отрабатывал важные теоретические проблемы и систематики растений, и теории эволюции. Совершенно оригинально он подходил и к построению системы цветковых растений, в которой сочетал представления Энглера о полифилии развития первичных семейств с принципиально сетчатой (обусловленной гибридизацией) схемой филемы на самом

раннем и более поздних этапах развития растений. Наконец, он оформил флорогенетический метод А. Энглера в особую отрасль ботаники — флорогенетику, обобщения которой имеют самостоятельную ценность для разработки теории и систематики растений. Я опубликовал особую статью об идейном наследии М. Г. Попова[3] из которой ясно, что я считаю его великим российским систематиком растений (в их ряду он **седьмой**).

В то же время такой крупнейший флорист и ботанико-географ (и прекрасный систематик), как Ипполит Михайлович Крашенинников, далеко не раскрылся в своих немногочисленных обработках для «Флоры СССР». Как систематик И. М. Крашенинников занимался (и с большой любовью) сложнейшей и очень обильной видами трибой *Anthemideae* из сем. сложноцветных. Более 30 лет он занимался крупнейшим родом трибы — *Artemisia*, фактически пересмотрев систему всех подразделений рода, причем разработал и схему филемы во всех группах, представленных в Азии. Но он монографически обработал и еще ряд родов этой трибы, а также некоторые группы родства *Tanacetum—Pyrethrum*. В то же время для «Флоры СССР» он обработал только небольшую часть родов *Ranunculaceae* (в том числе род *Clematis*), причем обработка эта не несла вполне монографического начала. Обработка же всех *Anthemideae* флоры СССР выполнялась уже без И. М. Крашенинникова, и хотя ее авторы (особенно П. П. Поляков, обработавший род *Artemisia*) шли по следам разработок И. М., все же далеко не все его идеи, прочувствованные Крашенинниковым при знакомстве особенно с центральноазиатскими и китайскими материалами в 1940—1950-е гг., были воплощены.

В обработках для «Флоры СССР» проявили себя как блестящие систематики-монографы также В. И. Кречетович (*Carex*), А. В. Ярмоленко (*Ulmaceae*, *Uricaceae*), Н. Ф. Гончаров (*Astragalus*) и особенно С. А. Невский (*Gramineae*, *Orchidaceae*, *Delphinium*, *Thalictrum* — работа, видимо, не была окончательно отшлифована, и *Polygalaceae* — рукопись тоже была незакончена). Для всех этих ботаников обработки во «Флоре СССР» стали вершинами их систематического творчества.

Сергей Арсеньевич Невский, ученик А. П. Ильинского по Тверскому педагогическому институту, несомненно был гениально одаренным систематиком, способным в короткий срок не просто сделать обработку, но и понять, прочувствовать особенности эволюции любой по сложности систематической группы. Об этом свидетельствуют прежде всего его работы по злакам. Основную часть злаков для «Флоры СССР» обработал Роман Юлиевич Рожевиц — систематик более раннего поколения, сотрудник Б. А. Федченко по «Флоре Азиатской России» (где он также обрабатывал злаки). Обработка злаков велась им в традициях последних монографов (особенно Э. Гаккеля), но все же Рожевиц более тонко разделял ряд родов и описал немало новых видов. Но многие группы злаков обработали молодые ботаники, и наибольший вклад в эту часть обработки внес именно С. А. Невский (трибы *Hordeae*, *Rottboelieae*). Все обработки Невского во «Флоре СССР» сопровождались и развернутыми монографическими обзорами групп в мировом масштабе, опубликованными в особых работах. Систему *Hordeae* (*Triticeae*) Невский переработал кардинально и с большим мастерством, причем явно хорошо теоретически осмыслив. Но он легко понимал суть дифференциации практически в любых группах, о чем свидетельствовали особенно его обработка для «Флоры СССР» рода *Delphinium* и блестящая критическая обработка сборов Кугитангской экспедиции БИН со множеством новоописаний (и интересных идей по системе разных групп). К сожалению, он прожил очень мало, и мы мало знаем о его жизни.

Виталий Иванович Кречетович создал блестящую обработку рода *Carex* (в лучших традициях собственно комаровских представлений о виде — расе); в этой обработке им была начата перестройка системы этого огромного рода на филогенетической основе, о чем свидетельствовала и работа по истории некоторых групп осок на Кавказе и в горах Азии.

---

[3] Камелин Р. В. Судьба идей Михаила Григорьевича Попова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 106—115.

Николай Федорович Гончаров также перестраивал систему очень богатого видами (и типами) рода *Astragalus*, и именно ему принадлежит большая часть обработки этого рода в самом большом по объему томе «Флоры СССР». Несомненно, что Гончаров (в общении с М. Г. Поповым) обдумывал и принципы филемы этого крупнейшего в мировой флоре рода, и, по счастью, его представления, хотя и достаточно бегло, были опубликованы в важной работе «Астрагалы СССР» уже посмертно. И Кречетович, и Гончаров погибли в первые годы блокады в Ленинграде, талантливый палеоботаник и систематик Александр Викторович Ярмоленко — на фронте.

В обработках для «Флоры СССР» ярко раскрылся талант выдающегося систематика Алексея Ивановича Введенского. Он так рано и полно вошел именно в систематику растений, что даже не получил высшего образования. Уже в четвертом томе «Флоры» он создал блестящие обработки родов *Allium* и *Tulipa*, а также особой группы *Iris* sect. *Juno*, а в дальнейшем обработал сем. *Rutaceae* и сложный род *Pedicularis*. Он приложил много усилий и для создания крупного гербария Среднеазиатского университета в Ташкенте, где затем был главным организатором издания «Флоры Узбекистана» и «Определителя — критического конспекта флоры Средней Азии». Очень интересны и его поздние обработки ряда групп губоцветных, а луками он продолжал заниматься всю жизнь и был признанным их мировым знатоком.

Удивительно много и интересно сумела обработать для «Флоры СССР» Антонина Ивановна Пояркова. Придя в систематику через палеоботанику, Пояркова охотно занималась родами деревьев и кустарников. Как правило, ее обработки для «Флоры» сопровождались работами по соответствующим группам в других регионах Евразии (или полными монографическими обзорами некоторых групп). Наиболее важными ее обработками были род *Ribes*, подсем. *Spiraeoideae* сем. *Rosaceae*, род *Caragana* (который она обработала вслед за В. Л. Комаровым, полностью в его традициях, но с важными изменениями в расовом составе), а также семейства *Aceraceae*, *Cornaceae*, *Solanaceae*, *Caprifoliaceae*, род *Ligularia*. В дальнейшем она много работала по сложным родам *Crataegus* и *Cotoneaster*. В ряде групп она была признанным мировым монографом.

Много сделала во «Флоре СССР» и Антонина Георгиевна Борисова. Она обработала (и очень оригинально) семейства *Crassulaceae*, *Zygophyllaceae* (вслед за М. Г. Поповым), часть родов *Leguminosae*, а также *Veronica*, *Anaphalis*, *Tragopogon*. Она же отредактировала (частично вместе с И. Т. Васильченко) рукописи по роду *Astragalus* Н. Ф. Гончарова и М. Г. Попова и затем занималась преимущественно бобовыми.

После войны пришел в коллектив «Флоры СССР» Андрей Александрович Федоров, которому довелось обработать семейства *Primulaceae* (основную часть), *Campanulaceae*, род *Anthemis*. Талант его как систематика наиболее полно раскрылся в оригинальной, яркой обработке колокольчиковых, которыми он продолжал заниматься и далее, став одним из признанных монографов в мире. Немало он занимался и розоцветными (особенно созданием системы рода *Pyrus*). После ряда экспедиций в тропики Азии он серьезно работал и как монограф тропического сем. *Dipterocarpaceae*. Как известно, именно Ан. А. Федоров организовал издание «Флоры европейской части СССР». Он был также выдающимся ботанико-географом, возродившим идеи Ан. А. Краснова.

В выдающихся монографов выросли и некоторые более «молодые» и совсем юные участники «Флоры СССР». Признанным мировым монографом сем. *Plumbaginaceae* стал Игорь Александрович Линчевский, занимавшийся также рядом групп *Rubiaceae*. Исключительно плодотворно работал с крестоцветными и маревыми Виктор Петрович Бочанцев, также ставший признанным мировым монографом этих семейств (и внесший в их системы немало важных изменений).

В завершении последних томов «Флоры СССР», вышедших в свет уже после кончины Б. Н. Шишкина, огромную роль сыграли и более опытные ботаники, в том числе не принимавшие ранее участия во «Флоре», и совсем молодые ботаники-систематики. Шишкин редактировал лишь 2 тома из 6, посвященных сем. *Compositae*.

Из них один том был полностью занят обработкой сложного рода *Hieracium*, который в традициях европейских монографов был обработан эстонским ботаником-любителем А. Я. Юксипом, а другой — коллективом авторов, в котором участвовал уже зарекомендовавший себя как монограф сложной подтрибы *Gnaphaliinae* Моисей Эльевич Кирпичников, составивший и описание-характеристику сем. *Compositae* (и выбранной системы). В остальных томах ярко проявили себя Н. Н. Цвелев, С. К. Черепанов, О. В. Чернева, А. Л. Харадзе. Крупный же род *Artemisia* обработал П. П. Поляков, а *Saussurea* и *Scorzonera* — уже давно изучавший их С. Ю. Липшиц.

В то же время нельзя не отметить, что для ряда ботаников, участвовавших во «Флоре СССР», именно обработки в ней по разным причинам явились как бы «пиком» их творчества как систематиков. Это особенно касается таких талантливейших систематиков, как Павел Николаевич Овчинников (*Ranunculus*) и Ярослав Иванович Проханов (*Euphorbia*). П. Н. Овчинников в дальнейшем стал выдающимся геоботаником и ботанико-географом, организатором и активным автором «Флоры Таджикской ССР», а Я. И. Проханов далеко не по своей воле ушел на преподавательскую работу и стал переводчиком и комментатором кодекса ботанической номенклатуры.

Еще ряд крупных систематиков в дальнейшем значительно полнее раскрыли себя в работах по другим флорам (или в работах иного плана). Особенно это касается А. А. Гроссгейма — выдающегося флориста, лучшего знатока флоры Кавказа, который в конце жизни сумел доработать и опубликовать исключительно оригинальную систему цветковых растений, а также В. И. Грубова, ставшего признанным знатоком флоры Центральной Азии (особенно Монголии) и организатором (и основным автором) сводки «Растения Центральной Азии».

Нельзя не отметить и значительного вклада систематиков СССР в активной борьбе ботаников против «лысенковщины». Уже, к сожалению, мало кто знает, что именно систематики наиболее тесной и сплоченной группой выступили в дискуссиях «Ботанического журнала» и в ряде других изданий, протестуя и против «Нового учения о виде», и против «самопроизвольного перерождения видов» по Лысенко.

Я не могу не сказать и о том, что многие ботаники поколений, вошедших в науку систематики уже после «Флоры СССР» (в том числе и моего поколения), в полной мере приняли эту науку у монографов-систематиков, выросших во «Флоре СССР», а поэтому продолжали этот «серебряный полувек» и позднее. Мне кажется, что это я могу сказать о Т. В. Егоровой, Г. П. Яковлеве, Ю. Л. Меницком, в какой-то мере и о В. Н. Тихомирове и ряде других.

В следующем периоде — **периоде «инерционного развития советской систематики»**, продолжавшемся примерно около 20 лет (с 1971 по 1991 г.), еще играли особую роль именно традиции «Флоры СССР». В мировой ботанике в целом это время нельзя не считать периодом Армена Леоновича Тахтаджяна.

Мировая история в это время — период достаточно бурный, но в целом характеризующийся некоторой конвергенцией различных общественных систем в «холодной войне», а также в горячих локальных войнах. История же нашего государства в этот период характеризуется глубоким застоем перед бурей (предвещавшейся уже и войной в Афганистане). В культуре, несмотря на рост протеста, в целом — тот же застой, во многих областях науки накапливается отставание как расплата за волюнтаризм, культ «ложных авторитетов» и беспощадное вытеснение накапливавшейся «серой» массой всего мало-мальски оригинального. В традиционной систематике, однако, подобного не случилось, она была достаточно спокойным уголком для свободной, хотя и достаточно рутинной работы.

Тем не менее все же систематика начинала изменяться. Различные отрасли биологии выдвигали все новые и новые возможности анализа признаков для использования систематики в цитологическом, биохимическом, а затем и макромолекулярном анализе, в серологических методиках. Начинали осваиваться и новые методики сбора и хранения информации, программной ее обработки. Вслед за «математической» систематикой возник целый блок разделов «биосистематики». Систематика в

силу самой природы знаний в этой науке все более отставала от экспериментальных биологических наук в отношении проверки своих фактов. Более того, отставание начало проявляться и в теории. Далеко разошедшиеся теоретические основы собственно практической систематики и макросистематики становились все более неадекватными представлениям генетики, что, собственно, удаляло систематиков от решения основной задачи — понимания сути процессов реальной эволюции (прежде всего природных рас растений в природной среде). Это чувствовали (хотя бы инстинктивно) многие систематики. На Западе намного раньше, чем у нас, большинство систематиков-монографов вообще отказалось от попыток представить эволюцию тех или иных групп. Но часть систематиков все же пыталась интерпретировать своими данными те или иные филумы. Отсюда, собственно, и возрождение «кладистики» Хеннига как направления филогенетической систематики, имеющего независимую от других наук методическую и теоретическую основу.

Между тем наша монографическая систематика в этот период развивалась достаточно интенсивно. Работали многие авторитетные монографы старшего поколения (Ан. А. Федоров, Е. Г. Бобров, И. Т. Васильченко, В. П. Бочанцев, А. И. Поярkова, С. Ю. Липшиц, И. А. Линчевский и др.). Е. Г. Бобров, много сделавший для «Флоры СССР» как секретарь редакции, пожалуй, именно в этот период более полно раскрыл свои возможности как монограф (особенно в работе по хвойным). И. А. Линчевский дал полностью пересмотренную полную систему сем. *Plumbaginaceae* (правда, в эскизных обзорах). Новую систему (в полной, хотя и краткой, без описаний, монографии) рода *Saussurea* опубликовал Сергей Юльевич Липшиц. Ставший к этому времени крупнейшим знатоком рода *Salix* А. К. Скворцов выступил также и с интересными теоретическими работами. Несколько интересных монографических работ опубликовали и более молодые систематики как из числа работавших в коллективе «Флоры СССР», так и лишь начинавшие свой путь в систематике (Н. Н. Цвелев, О. В. Чернева, Т. В. Егорова, Г. П. Яковлев, А. Г. Еленевский, Ю. Л. Меницкий).

Особенно ярко работает Николай Николаевич Цвелев. Он создал новейшую обработку по всем злакам, растущим на территории СССР, кардинально изменившую представления наших флористов о составе этой группы, более детально пересмотрел и системы ряда родов, а затем создал и свою систему злаков мировой флоры. Параллельно Цвелев опубликовал немало собственно теоретических разработок, где изложил свое понимание проблем видов — рас и родов как у злаков, так и в ряде других групп цветковых, свои взгляды на морфологию цветка и побега у злаков. Агростолога такого ранга в русскоязычной систематике, пожалуй, не было со времен самого Триниуса (несмотря на непрерывную традицию работ по злакам). И в мировой агростологии Цвелев стал признанным авторитетом.

В этот же период в нашей систематике появилась и серия важных справочных пособий, созданных Сергеем Кирилловичем Черепановым и Моисеем Эльевичем Кирпичниковым.

Но «первым ботаником Страны Советов» в это время стремительно становится Армен Леонович Тахтаджян, преимущественно работавший в области макросистематики. Он начинал свой путь в ботанике как геоботаник и ботанико-географ, потом глубоко вошел в теорию эволюционной морфологии и предложил свои первые варианты системы цветковых растений в целом. После появления первого полного изложения его взглядов на филогению цветковых и детального обзора семейств цветковых (1966 г.) система Тахтаджяна стала одной из 2—3 наиболее популярных в мире. От других аналогичных систем она выгодно отличалась уровнем теоретической базы и детальностью. Это стало несомненным для всех систематиков мира после первых переводных работ Тахтаджяна и особенно после Ботанического конгресса 1975 г. в Ленинграде. И в дальнейшем А. Л. Тахтаджян работает столь интенсивно, что сравниться с ним было некому. Он выпустил еще более полный обзор своей системы, доведенный уже до родового состава семейств, а параллельно — обзор флористических царств и областей мира. В БИН он сильно укрепил Лабораторию

палеоботаники, организовал большую Лабораторию биосистематики, а также переориентировал ряд других лабораторий на исследования прежде всего сравнительно-эволюционные. Параллельно комплексный центр систематических исследований был создан им и в Ереване. Большое значение для подготовки кадров систематиков имела работа над заключительными томами научно-популярного издания «Жизнь растений». Особенно важную роль эта сводка сыграла в общем подъеме ботанического образования в стране.

Совершенно несомненно, что уже к концу этого периода стало возможным оценивать деятельность А. Л. Тахтаджяна в ряду великих российских систематиков (где он соответственно **восьмой**). То, что это прямо не заявлялось в ботанической литературе, дела не меняло, поскольку чувствовали это все.

Не вызывает сомнений, что с 1992 г. мы находимся в периоде развития нашей систематики, существенно отличающемся от предыдущего. Это произошло и с государством, и с обществом в целом, с культурой и наукой России. Мы не знаем (да, собственно, уже и судить не нам), что это будет за период — кризиса российской систематики или нового ее подъема.

Уже в конце предыдущего периода, когда уходили из жизни многие выдающиеся систематики, все мы ощущали, что уход этот лишь в малой степени восполняется. В 1970-е гг. в стране (СССР) работало около 150 человек, в той или иной степени занимавшихся систематикой растений или называвших себя систематиками. В начале 1990-х гг. в СССР в целом таковых было около 120 человек. В 1995—1998 гг. в России (единственной стране на просторах бывшего СССР, сохранившей достаточно большое количество активно работающих систематиков) систематикой занимались примерно 75—80 человек. Но все же в России сохранились и коллекции мирового значения, и, главное, еще не утрачены традиции систематических исследований. И в Петербурге, и в Москве есть и маститые систематики мирового уровня, но и есть немало молодых и юных ботаников. Им к тому же значительно легче теперь работать и за пределами России, в других центрах мировой систематики, они могут участвовать в монографических исследованиях в тесном общении с коллегами из других стран. Но все же мне заметны и тенденции более негативные (разрыв в работе по некоторым традиционным для русской систематики группам, уход большого числа молодежи, обучающейся по биологии, в совершенно иные направления и т. д.).

Возможно, что во «Флоре России» мы обретем ту новую основу, которая обеспечит и развитие монографо-систематических исследований в России. Но, вообще говоря, будущее систематики растений в России теперь уже в большей степени в руках молодого поколения систематиков, обученного в предшествующий период. Ответственность этого им следует осознать как можно быстрее.

Работа выполнена при поддержке гранта ОАЕ № 818 Института «Открытое общество».

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 XII 1999

SUMMARY

The essay of the history of the vascular plants taxonomy in Russia during three centuries is given. The seven stages of history are distinguished. These stages are: Naturalistic (1714—1824), Beginning of Russian plant taxonomy (1824—1863), The «golden age» of Russian plant taxonomy (1863—1915). The renewal of the connections with World taxonomy (1916—1930), «Flora of the USSR» — stage or «Silver age» (1930—1971), The stage of the «inertial period in the Soviet systematics» (1971—1991), Contemporary (since 1992).

The main distinguishing feature of each stage, activity of many remarkables and famous russian taxonomists are described. Especially, significance of scientific works of great Russian taxonomists (N. S. Turczaninov, A. A. Bunge, E. L. Regel, K. I. Maximowicz, S. I. Korshinsky, V. L. Komarov, M. G. Popov, A. L. Takhtajan) is attached.

УДК 582.28

© И. В. Каратыгин

МАКРОСИСТЕМАТИКА ГРИБОВ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

I. V. KARATYGIN. FUNGAL MACROSYSTEMATICS IN THE RECENT TIMES

Произведен критический разбор основных макросистем грибов, опубликованных в последнее время, в частности систем, предлагаемых протозоологами. Наибольшее внимание уделено положению грибов в наиболее разработанной 6-царственной системе органического мира T. Cavalier-Smith (1998a,b). К концу XX в. не создано макросистемы грибов, которая полностью удовлетворяла бы микологов. В связи с неослабевающим потоком в биологической литературе новых макросистем грибов, евкариотов при явно недостаточных конкретных данных, возможно, имеет смысл отказаться до 2050 г. от их публикации. Подобный «мораторий» способствовал бы накоплению экспериментальных данных и позволил бы избежать создания скороспелых систем и их вариантов, устаревающих уже к моменту выхода из печати. Проблеме поиска анцестральных групп для грибов и животных посвящено значительное число публикаций, свидетельствующих о том, что для них наиболее вероятной предковой группой являются воротничковые жгутиконосцы (*Choanoflagellatea*).

Ключевые слова: грибы, макросистема, молекулы, протисты, филогения.

Макросистематике грибов текущего времени свойственны 2 основные особенности. Во-первых, наблюдается интенсивная разработка и использование молекулярных методов исследований, в результате чего осуществляется органичное срастание систематики грибов с молекулярной биологией. Подобное слияние уже практически полностью осуществлено в систематике прокариотов и в большинстве групп низших евкариот. Одновременно прослеживается естественное и подчас плодотворное соединение молекулярных исследований с теорией и практикой кладистических анализов. Вторая особенность макросистематики грибов последних лет, связанная с предыдущей, заключается в определенном оживлении того, что можно назвать «системотворчеством». За последние 5—6 лет опубликован целый ряд новых систем (или обновленных вариантов) как непосредственно грибов, как и систем евкариотов. Такие новые системы подчас весьма решительно меняют традиционные представления о положении грибов и других низших евкариотов в органическом мире.

Светооптические признаки для целей макросистематики грибов во многом уже были исчерпаны в первой трети XX в. Позднее добавились исследования ультраструктурных и биохимических признаков грибов, которые внесли выдающийся вклад в их систематику. Однако к концу столетия отдача в макросистематику грибов этих методов ослабевает. Анализ потока научной информации последних лет показывает, что значительно возрастает количество экспериментальных исследований по макросистематике грибов, использующих методы молекулярной биологии и геносистематики.

Основное значение этих методов (как и при классическом изучении различных структур) состоит в накоплении большого количества новых консервативных и устойчивых признаков, годных для филогенетического анализа. В первую очередь это результаты секвенирования молекул ДНК, РНК, методы рестрикционного анализа, электрофореза ферментных белков, степени комплементарности ДНК методом реассоциации и т. д. Вследствие того что получаемые данные могут быть проверены и воспроизведены независимыми исследователями, макросистематика грибов из области гипотез и обобщений приобретает все большую конкретность, насыщенность

фактами, годными для перепроверки и дальнейших анализов. Факторами, способствующими бурным макрофилогенетическим перестройкам последних лет, являются, кроме того, многие технические инновации. Из них, в частности, наиболее существенны повышение качества электронной микроскопии, усовершенствование ускоренных и точных методик секвенирования ДНК наряду с мощными и постоянно возрастающими компьютерными возможностями и все более точными алгоритмами для вычисления молекулярного филогенетического древа. Также можно отметить возрастающую строгость при кладистском анализе и большие достижения в молекулярной клеточной биологии, дающей нам все большее биологическое понимание клеточных органелл и структур низших организмов различных планов строения. В итоге можно сказать, что к концу XX в. филогенетические обобщения, касающиеся низших евкариот, сделанные без учета молекулярных данных, уже все более кажутся архаичными.

Из достижений макросистематики грибов за последние 5—7 лет следует отметить прежде всего то обстоятельство, что удалось основательно уточнить представления о строении основных стволов и ветвей низших евкариот, включая грибы. Были подтверждены прежние и сделаны новые выводы о глубокой полифилии грибов в их прежнем понимании. Все более оформлялась и подкреплялась новыми данными идея отказа от представления о грибах как цельной и широкой монофилетической группе.

Самостоятельность царства грибов в системе органического мира как Regnum Mycetoideum обосновал E. Fries (1821). Лишь немногочисленные ботаники поддерживали независимость и отграничение царства грибов от царства растений, где они обычно размещались. Так, H. Conard (1939) предложил разделить органический мир на 3 царства: Phytalia, Animalia, Mycetalia. Б. М. Козо-Полянский (1974) царство растений разделил на 3 подцарства (subregna): *Schizophyta*, *Nomophyta* и *Mycophyta* (грибы и слизевики). Он же высказал мысль о том, что назрело выделение из мира собственно растений миров дробянок и грибов. Однако лишь благодаря высокому авторитету биологов R. Whittaker (1969) и А. Л. Тахтаджяна (1973, 1974, 1976) и убедительности приводимых ими аргументов ранг царства для грибных организмов ныне принимается во всех современных системах. Этому во многом способствовало понимание уникальной роли грибов в биосферных процессах как организмов гетеротрофного блока — основных редуцентов растительного материала. Осознание факта самостоятельности царства грибов можно рассматривать в качестве одного из крупных достижений общей биологии середины и конца XX в. Новейшими исследованиями молекулярными методами факт самостоятельности царства Fungi в системе организмов получил безусловное подтверждение.

Отчетливо и детально идея независимости и цельности царства грибов была выражена в 4-царственной системе органического мира Тахтаджяна (1973, 1974, 1976). При этом объем царства был очерчен так, как его понимали многие профессиональные микологи XIX в. и первых двух третей XX в., т. е. с включением в состав царства грибов всех таксонов жгутиковых грибов и даже миксомицетов. Вместе с тем семена сомнения относительно единства и цельности царства грибов, посеянные многими биологами конца XIX и начала XX в., в конце XX в. дали дружные и мощные всходы. Отметим, в частности, что еще К. С. Мережковский (Mereschkovsky, 1905; Мережковский, 1910) выводил из царства микоидов (включавшего бактерии, цианеи и грибы) жгутиковые формы — фикомицеты и миксомицеты. Практически во всех системах евкариотов последнего времени крупные таксоны, первоначально входившие в царство грибов, переведены в другие царства. Под напором современных данных и прежде всего данных молекулярной биологии, а также электронной микроскопии и биохимии царство грибов в большинстве современных систем органического мира «покинули» акразии, протостелиды, лабиринтулы, траустохитриды, гифохитриды и оомицеты. В частности, современные данные о нуклеотидных последовательностях цитоплазматических субъединиц рибосомальной РНК свидетельствуют о том, что оомицеты вместе с гетероконтными хромобионтными водорослями составляют одну независимую линию эволюции (Gunderson et al., 1987; Förster

et al., 1990; Van de Peer et al., 1992; Cavalier-Smith et al., 1994, 1995; Kandler, 1994; Lewis, 1994; Baldauf, Doolittle, 1997; Cavalier-Smith, Chao, 1997; Cavalier-Smith, 1998a,b; Beakes, 1998; Sogin, Silberman, 1998, и др.). Эти данные поступали из независимых источников и совпадали с результатами исследований строения жгутикового аппарата, внутриклеточных органелл, химизма клеточных стенок и других признаков. Место в системе евкариотических царств изменили также и другие упоминавшиеся выше макротаксоны организмов, считавшиеся ранее грибами. Одновременно возрастало понимание того, что Fungi более близки к животным, чем к растениям (Baldauf, Palmer, 1993; Wainright et al., 1993; Baldauf et al., 1994; Sogin, Silberman, 1998; Veuthey, Bittar, 1998; Cavalier-Smith, 1998a,b, и др.). Из жгутиковых грибов, по данным молекулярных исследований, хитридиевые сохраняют устойчивое положение в царстве грибов в качестве базального макротаксона, имеющего филогенетические связи со жгутиковыми протистами (Barr, 1978; Bowman et al., 1992; Dick, 1997; Beakes, 1998; Cavalier-Smith, 1998a,b, и др.). Однако место хитридиевых в системах евкариотов остается предметом дискуссий. Можно сказать, что в отношении этой группы организмов результаты молекулярных исследований вошли в противоречие с методами электронной микроскопии. В частности, А. Е. Васильев (1985) оценивает клетку хитридиомицетов как более сложную, более «прогрессивную», чем клетку настоящих грибов (например, аскомицетов), о чем свидетельствует наличие у первых типичного аппарата Гольджи, усиления в ней роли экзоцитоза и, следовательно, большей специализации ее мембран. На этом основании отрицается филогенетическая связь между низшими (жгутиковыми) грибами и высшими — аско- и базидиомицетами (Камалетдинова, Васильев, 1982; Васильев, 1985). М. А. Бондарцева (1989) также полагает, что линию *Chytridiomycota—Zygomycota* нужно рассматривать как независимую и параллельную линии *Ascomycota—Basidiomycota*. По мнению же L. Margulis (1996; Margulis, Schwartz, 1997), хитридиомицеты целесообразно рассматривать в составе царства Protoctista.

В целом можно заключить, что микология как наука в существенной степени к концу XX в. стала утрачивать объекты своих исследований. Вековые традиции микологии как старейшей научной дисциплины, всегда изучавшей строго определенные биологические объекты, вошли в противоречия с современными данными. Иными словами, профессиональные традиции микологов и их сложившиеся подходы к макросистематике грибов стали плохо отражать реальные генетические связи между крупными таксонами грибов. Одновременно произошло расшатывание макросистем грибов, которые ранее казались убедительно обоснованными и в которых исповедовалось единство царства грибов с традиционным включением в него многих жгутиковых форм.

Одновременно и сердцевинный термин микологии «грибы» во многом потерял свое традиционное таксономическое значение. Около 20 тыс. видов организмов, прежде именуемых грибами, оказались как бы двуцарственными, т. е. относимыми разными специалистами одновременно к царствам грибов, хромист и протист (протоктист) или животных. В связи с этим обозначились трудности с использованием кодексов номенклатуры. Многие организмы, ранее трактуемые как грибы и подчиненные ботаническому кодексу, стали подпадать под правила зоологической номенклатуры, что неизбежно приводит к номенклатурной и терминологической путанице. Это обстоятельство является серьезным аргументом в пользу скорейшей разработки и принятия единого Кодекса биологической номенклатуры (Patterson, Larsen, 1992; Hawksworth, 1995, 1996).

В отношении сказанного показателен пример, иллюстрирующий положение грибов в системе органического мира L. Margulis и K. Schwartz (1997), наиболее популярной в Америке. В ее основу положена 5-царственная система Whittaker (1969), но в отношении грибов Margulis и Schwartz во многом следуют взглядам Cavalier-Smith (1987, 1990 и др.) и его древу максимального подобия для евкариот, основанным на изучении последовательностей нуклеотидов 18s РНК. В этой системе из царства грибов исключены слизистые и жгутиковые, которые перемещены в

сборное царство Protoctista — явный конгломерат неродственных форм. На правах самостоятельного таксона введен филум *Mycophycophyta* (лишайники), поскольку авторы системы — активные сторонники концепции множественного симбиогенеза. Очевидной ошибкой этой системы в отношении грибов является признание явно полифилетичного, по современным данным, таксона *Deuteromycota*.

В последнее время опубликован целый ряд систем органического мира и систем евкариотов зоологов и протистологов. В первую очередь это системы Я. И. Старобогатова (1986, 1989), Н. Н. Воронцова (1987), С. А. Карпова (1990), О. Г. Кусакина и А. Л. Дроздова (1994, 1998). Микологов не может не интересовать трактовка этими авторами положения грибов в их системах. Общая черта перечисленных выше макросистем — многоцарственность (за исключением системы Н. Н. Воронцова). Перечисленные авторы во многом следуют многоцарственной системе P. Edwards (1976) и веерной системе царств K. Leedale (1974). Эти системы претендуют на строгую монофилию на уровне царств, что в целом отвечает аксиомам современной филогенетики. Кроме того, для этих систем характерно использование таких крупных категорий, как *империя*, *доминион*, *надцарство* и т. д. При этом ранговая организация макротаксонов различна у разных авторов. Традиционные системы органического мира, состоящие из малого количества царств (системы Margulis, Whittaker, Тахтаджяна), расцениваются зоологами как преимущественно экологические, в которых роль основных таксонов играют жизненные формы. По той же причине крупные царства этих систем (включая грибы) расцениваются как полифилетические. Судьбу жгутиковых грибов в системах зоологов предугадать несложно. Все они (кроме хитридиевых) выведены из состава царства грибов, которое хотя и сохраняет самостоятельность во всех системах, но существенно урезано и ограничено в основном мицелиальными формами.

Аргументация зоологов в отношении макросистематики жгутиковых грибов в ряде случаев выглядит достаточно убедительно. Систематика этих групп обогащена ими новыми данными, в основном ультраструктурными. В большинстве систем зоологов отчетливо прослеживается влияние идей L. Dillon (1963, 1981), согласно которым в основу разделения макротаксонов должны быть положены цитологические (ультраструктурные) критерии. Исследования ультраструктуры евкариотов привели к заключению о консерватизме эволюции на субклеточном уровне. Важными для макросистематики низших евкариотов оказались также исследования F. Taylor (1974, 1978) относительно разнообразия строения их хондриома, в частности признаков крист митохондрий. Эти важные обобщения, затронувшие во многом также и грибные организмы, в последующем обязательно применялись при построении практически всех макросистем.

Определенная заслуга протозоологов состоит в том, что ими определены генетические связи «жгутиковых грибов» с конкретными таксонами низших евкариотов и осуществлена «спайка» таксонов, считавшихся ранее грибными, с «зоологическими» и «водорослевыми» таксонами. Систематика же высших мицелиальных безжгутиковых грибов (аско- и базидиомицетов) в этих системах консервативна и, как правило, не учитывает конкретных таксономических исследований микологов последних лет.

Из перечисленных выше систем органического мира текущего времени наиболее разработана многоцарственная система Кусакина и Дроздова (1994, 1998). В отношении *Eukaryota* эта система наиболее близка системе Старобогатова (1986, 1989) и схемам И. М. Мирабдуллаева (1989а,б, 1994). В ее основу положен так называемый принцип консерватизма клеточных структур В. Ф. Машанского и А. Л. Дроздова (Mashansky, Drozdov, 1988). Согласно этому принципу (не без влияния идей L. Dillon), постулируется, что ультраструктура органелл не зависит от филогенетического положения таксона, но определяется функциональными свойствами клеток и тканей. В свою очередь каждому мегатаксону (царству, доминиону) присущ специфический план строения клеток и систем органелл — кариома, хондриома, мембранома, кинетома, пластидома, синтетома. По мнению авторов системы, такой структурный подход позволяет выделить именно монофилетические, а не полифилетические

таксоны. Этот принцип в отношении крупных мегатаксонов евкариотов в системе Кусакина—Дроздова во многом выдержан. В трактовке же таксономии грибов заметно влияние работ Cavalier-Smith. В частности, царство грибов (*Mycobionta*) в этой системе подразделяется на 2 подцарства: *Ophistomastigomycota* (с одним типом *Chytridiomycota*) и *Amastigomycota* (= *Eumycota*) с 5 типами. В модернизированной части системы 1998 г., касающейся отдельных низших евкариотов, ряд «грибоподобных» таксонов включен в царство *Heterokonta*, образуя в нем типы *Labyrinthulophytes*, *Saprolegniophytes*, *Hyphochytridiophytes*. Миксомицеты выделены в самостоятельное царство *Myxobiontes*. В системе Кусакина—Дроздова в отношении грибов прослеживается очевидная ошибка (как и в системе Margulis—Schwartz): признание самостоятельности явно полифилетического таксона — типа (отдела) *Deuteromycota*. В целом в системе отчетливо наметилась тенденция увеличения числа царств (11 только у евкариотов в последнем варианте системы). Заметим, что неограниченное возрастание числа царств может привести к девальвации ранга царства, что было бы нежелательно.

Наиболее разработанной системой низших евкариот конца 1980-х и 1990-х гг. остается недавно опубликованная система Cavalier-Smith (1998a). Ранний вариант этой системы (Cavalier-Smith, 1981, 1983) достаточно хорошо известен российским микологам во многом благодаря ее обстоятельному и критическому разбору Васильевым (1985). Впоследствии Cavalier-Smith почти ежегодно реконструировал систему. В частности, он отказался от точки зрения на безжгутиковую грибную клетку как анцестральную для большинства макротаксонов евкариотов, которая была помещена им в основание всего надцарства *Eukaryota*. Идею примитивности грибной клетки, ее промежуточное эволюционное положение между про- и евкариотами поддержал и дополнил многими аргументами Васильев (1985), рассматривавший грибную клетку как «мезокариотическую», наиболее древнюю и примитивную среди евкариотов. В последних работах Cavalier-Smith (1997a,b, 1998a,b), однако, предполагает независимое параллельное происхождение грибов и животных от примитивной группы протозойных жгутиковых — неомонад (филум *Neomonada*) из классов хоанофлагеллат (*Choanoflagellatea*) и ихтиоспоровиков (*Ichthyosporea*). Неомонады — относительно небольшая, но весьма разнообразная группа организмов, обильно встречающаяся в почве, в пресной и морской воде. По мнению Cavalier-Smith (1998b), животные и грибы возникли в результате радикальных преобразований хоаноподобных жгутиковых предков и далее развивались независимо, как сестринские группы. Системы низших евкариот Cavalier-Smith всегда оказывали сильное влияние практически на все современные системы органического мира, в частности на систему Margulis—Schwartz, на макросистемы протозоологов, а также микологов D. Hawksworth с соавт. (1995) и других. В своих систематических построениях Cavalier-Smith выступает в качестве яркого сторонника и последователя идей симбиогенеза Мережковского и Margulis, рассматривая евкариотическую клетку как результат по крайней мере 4 последовательных симбиотических актов в ходе ее эволюции: 1) симбиогенетическое происхождение митохондрий от альфа-протеобактерии; 2) вероятное происхождение пероксисом от посибактерии (posibacterium) (таксон Cavalier-Smith), имевшей одну цитоплазматическую мембрану; 3) монофилетическое происхождение хлоропластов от цианобактерий; 4) происхождение анцестральных хромист как евкариотных химер между одноклеточной красной водорослью (например, *Porphyridium*) (в качестве эндосимбионта) и двужгутиковым протистом (в качестве хозяина). Кроме того, подчеркивается широкое проявление в эволюции евкариот регресса в виде неоднократных потерь ими различных органелл.

Достоинством систем Cavalier-Smith является то обстоятельство, что они построены на основании не только совокупности молекулярных, цито-биохимических признаков, но также с использованием многих трофологических и морфологических критериев. Эти принципы комплексной оценки крупных таксономических групп и диагностики царств следует признать прогрессивными. В последнем варианте своей системы Cavalier-Smith (1998a) предпринял попытку дать еще более усложненную

систему, составленную с учетом всех новейших данных по секвенированию макромолекул, а также ультраструктурных и биохимических признаков.

В этой новой 6-царственной системе органического мира Cavalier-Smith подразделяет евкариоты на 5 царств (Animalina, Protozoa, *Fungi*, Chromista, *Plantae*), 6-е царство образуют прокариоты (Bacteria). Для избежания дробления органического мира на большое число царств и филумов в системе интенсивно используются категории высоких рангов (надцарства, подцарства, супрафилумы, филумы, субфилумы, инфрафилумы, надклассы, классы, подклассы, надпорядки) с целью приведения классификации в одну линию с практикой, применяемой при классификации организмов других царств. Достоинством системы является то обстоятельство, что для всех крупных категорий приводятся латинские диагнозы, что отвечает рекомендациям Кодекса ботанической номенклатуры. Наиболее радикальным преобразованиям подверглось царство грибов, которое подразделено на 2 подцарства (*Eomycota* и *Neomycota*), 4 филума (*Archemycota*, *Microsporidia*, *Ascomycota* и *Basidiomycota*) и 20 классов. Основными чертами представителей первого подцарства являются отсутствие у них септ в мицелии и наличие целого комплекса примитивных ультраструктурных и биохимических черт. Представители второго подцарства характеризуются главным образом наличием дикариофазы в цикле развития и септ в мицелии.

Предлагаемая Cavalier-Smith (1998a) классификация грибного царства, основанная в общих чертах на его более ранних работах (Cavalier-Smith, 1981, 1983, 1987, и др.), модифицирована во многих отношениях. Наиболее важной инновацией в системе является основательная ревизия филума *Archemycota*. Последний включает не только грибы, помещаемые ранее многими авторами в отделы (или соответствующие классы) *Chytridiomycota* и *Zygomycota*, но также порядок *Laboulbeniales*, который ранее традиционно рассматривался в составе аскомицетов.

Царство грибов несколько расширено за счет добавления в него филума *Microsporidia* (микроспоровиков) на том основании, что последовательности белков свидетельствуют о связях этих лишенных митохондрий облигатных внутриклеточных паразитов насекомых более с *Fungi*, чем с Protozoa (Bruns et al., 1991). Заметим, что ранее группу микроспоровиков в царство грибов помещал еще Старобогатов (1986), и такая точка зрения была аргументирована и поддержана Карповым (1990). Известно, что механизмы митоза у микроспоровиков (наличие внутриядерного веретена и характерная структура центросомальных пластинок) практически неотличимы от таковых у аскомицетов (Райков, 1978). Кроме того, клеточные стенки спор микроспоровиков содержат хитин. Тем не менее включение этой группы организмов в состав царства грибов остается проблематичным. В частности, выводам Cavalier-Smith противоречит не учтенная им другая работа, выполненная также методами молекулярной биологии (секвенирование 16/18s рРНК), в которой показано, что группы микроспоровиков и грибов значительно расходятся между собой (Kandler, 1994).

Cavalier-Smith (1998a) предлагает отказаться от наименований двух таксонов, привычных для микологов, — *Chytridiomycota* и *Xygomycota*, поскольку их прежние описания не ясны, латинские диагнозы отсутствуют, что не отвечает требованиям Кодекса. При этом, по мнению автора системы, представители «*Zygomycota*» не отличаются от «*Chytridiomycota*» настолько значительно, чтобы выделять первый из них в самостоятельный филум. Думается, однако, что микологам нелегко будет отказаться от привычных таксономических обозначений, имеющих свою историю, тесно связанную с историей микологической науки. Более логичным было бы сохранение этих названий таксонов, расширив их диагнозы и оформив названия в соответствии с правилами Кодекса.

Существенной инновацией системы является обоснование нового класса *Geomycetes* (в составе филума *Ascomycota*). Его представитель (один вид рода *Geosiphon*), содержащий в везикулах клеток мицелия эндосимбионт — цианобактерию *Nostoc*, является единственным примером эндоцианозиса среди грибов.

«Трихомицеты», включаемые в состав царства грибов, Cavalier-Smith рассматривает как полифилетичную группу, филогенетически связанную с микроспоровиками.

Два порядка этого таксона (*Eccrinales*, *Amoebidiales*), включающие представителей, имеющих диктиосомы Гольджи, и существенно отличающиеся от других *Zygomycotina*, выведены из состава *Trichomycetes* и *Zygomycotina* с образованием нового класса *Enteromycetes*. Еще ранее Cavalier-Smith (1981a) разделял традиционные «*Chytridiomycotina*» на 2 класса: *Chytridiomycetes* (с диктиосомами Гольджи) и *Allomycetes* (без них). В новой системе последние вместе с *Enteromycetes* образуют субфилум *Dictyomycotina*, включающий все грибы с развитыми диктиосомами. Лишайники включены в систему на правах самостоятельных таксонов в составе класса *Discomycetes*, образуя в нем 2 подкласса: *Calicomycetidae* и *Lecomycetidae*. Класс *Taphrinomycetes* включает представителей родов *Taphrina*, *Protomyces*, *Schizosaccharomyces* и др. Последнее объединение представляется по меньшей мере дискуссионным. Большинство несовершенных грибов включено в класс *Plectomycetes*, входящий в филум *Ascomycota*.

Среди крупных групп «грибов», исключаемых Cavalier-Smith из царства Fungi, — слизевики, плазмодиофориды, лабиринтулы, гифохитриды, траустохитриды. Все они отнесены к царствам Protozoa или Chromista, что полностью поддержано микологами в последнем издании микологического словаря (Hawksworth et al., 1995). Перечисленные выше группы организмов не являются грибами, а протистами или хромистами, имеющими в тех или иных отношениях конвергентное сходство с грибами. Миксомицеты расцениваются как группа, полифилетичная по происхождению. Большинство из них выделены из царства Protozoa, в составе которого они рассматривались ранее, и включены в монофилетичный инфрафилум Mycetozoa с классами Protostelea, Myxogastrea и Dictyostelea царства животных (Animalia). Плазмодиофориды, которые прежде рассматривались как родственные с Mycetozoa, по молекулярным данным (Cavalier-Smith, Chao, 1997) относятся к царству Protozoa. Оомицеты, гифохитриды и траустохитриды отнесены к царству Chromista. Все они рассматриваются как вторичные нефотосинтезирующие гетеротрофы, утратившие в ходе эволюции пластиды и приобретшие клеточные стенки конвергентно с грибами (Cavalier-Smith, 1997b).

Наиболее уязвимое место в классификации Cavalier-Smith — ее часть, посвященная систематике базидиомицетов. По существу предлагается старый вариант классификации, используемый в разных вариациях многими авторами еще с середины XX в. Им не учтены многочисленные работы по систематике базидиомицетов, вышедшие в последнее время, в том числе с использованием молекулярных методов и с учетом ультраструктурных признаков (Oberwinkler, 1985; Swann, Taylor, 1993, 1995a,b; Berres et al., 1995; McLaughlin et al., 1995; Bauer et al., 1997, и др.). Во многом те же упреки можно отнести и в отношении классификации аскомицетов. Целый ряд фундаментальных работ по систематике этой группы также не учтен и не использован Cavalier-Smith при аранжировке макросистемы грибов (Berbee, Taylor, 1992; Eriksson, 1995; Berbee, 1996; Dong et al., 1998, и др.). Не все микологи согласны с утратой таксонов из царства грибов и «потерей контроля» над значительной частью объектов, ранее считавшихся традиционными для микологии. Возможно, что во многом здесь играют роль цеховые амбиции специалистов. Так, M. Dick (1997) отрицает термин «псевдофунги», предлагаемый некоторыми систематиками для обозначения жгутиковых организмов, «изъятых» из царства грибов (McLaughlin et al., 1998). Возражая Cavalier-Smith, Barr, Margulis, другим систематикам он задает вопрос: «Чем была бы современная микология, ее история без таких, например, объектов, как *Phytophthora infestans* и *Plasmopara viticola*?». Dick предложил дать новое, более объемное, но краткое и простое определение грибам, которое, по его мнению, позволило бы формально сохранить крупные таксоны в царстве грибов: грибы — евкариотические гетеротрофные осмотрофы, в которых ассимиляция реализуется через клеточную стенку. Такое расширенное, скорее функциональное, чем морфологическое, определение дает возможность оставить, как полагает Dick, в царстве грибов группу оомицетов и отказаться от понятия мицелиальности как одной из основных черт грибных организмов. Однако очевидно, что подобный чисто лингвистический прием не может решить крупных таксономических проблем. Недостатком приведенного выше определения является то обстоятельство,

что для разграничения царств Dick принял не морфологический, а чисто функциональный признак — ассимиляцию через клеточную стенку. Очевидно, что функциональные признаки не могут быть положены в основу подразделения таксонов: это привело бы к крушению всей эволюционной систематики. Позднее M. Dick, скорректировав свои прежние взгляды, признал царство Stramenopila (= Straminipila), обоснованное D. Patterson (1989), независимое от грибов, основу которого составили филумы, ранее относимые к оомицетам, гифохитридиомицетам, лабиринтулам и траустохитридам. Основной чертой этого класса является наличие на переднем жгутике зооспор его представителей особых волосковидных структур — страменопилей, или мастигонем. По-видимому, в дальнейшем популярность наименования этого таксона среди микологов будет возрастать, поскольку оно удобно для использования (Alexopoulos et al., 1996, и др.). Обоснование же этого класса нам представляется недостаточно аргументированным. Отметим, что ранее высказывалась мысль о том, что морфогенетические процессы, определяющие различия между перистым и хлестательным жгутиками, оказываются наиболее поздними, завершающими морфогенез зооспор у оомицета *Plasmopara viticola* (Попова, Каратыгин, 1976). В связи с этим наличие мастигонем у перистых жгутиков оценивалось как сравнительно молодой филогенетический признак, что не дает возможность рассматривать его как основополагающий для выделения самостоятельного класса.

Попытку спасти термин «грибы» от девальвации предпринял D. Barr (1992). Основная идея классификации грибов заключается в признании де юре полифилетических объединений — юнионов, которые представляют собой логические группировки объектов исследования, основанные на экологическом, трофическом или любом другом удобном принципе. Юнионы могут объединять таксоны сразу из нескольких филогенетических ветвей, из разных царств (Barr, 1992). Юнион «грибы» включает представителей, располагающихся ныне в нескольких царствах органического мира. Кроме юниона «грибы» другими примерами юнионов могут служить «водоросли», «лишайники», «протисты», «дрожжи» и др. Таким образом, использование в практическом обиходе понятия «юнион» как бы дает возможность соблюсти концепцию естественности классификации в пределах царств и одновременно обеспечить для прикладных биологов и в учебном процессе возможность пользования привычными терминами.

Думается, однако, что термин «юнион» особенной перспективы не имеет, хотя и имеет своих сторонников среди микологов (Durrieu, 1995). Известно, как тяжело адаптируются общебиологические термины. Ведь по существу во всех макросистемах имеются таксоны, являющиеся в каком-то смысле юнионами, т. е. в определенной степени договорными абстракциями, отражающими развитие науки в данный момент. Старобогатов (1989) называет все системы «конкретными или текущими системами», т. е. в той или иной мере несовершенными эскизами реальной естественной системы. По существу различие между понятием «юнион» и «макротаксон» состоит лишь в том, что первый объединяет организмы безоговорочно полифилетического происхождения, тогда как второй претендует на их монофилетическое (или хотя бы парафилетическое) происхождение.

Наиболее аргументированно точка зрения на вопрос, касающийся возможности сохранения понятия «грибы» в его исконно таксономическом смысле, по нашему мнению, выражена авторами 8-го издания микологического словаря (Hawksworth et al., 1995). По их мнению, существуют 2 значения, или 2 «ипостаси» грибов: 1) Грибы (*Fungi*) как таксономическая группа (слово обозначается с прописной буквы, курсив) включают мицелиальные грибы, а также хитридиомицеты; 2) грибы (со строчной буквы, обычный шрифт). Грибы в первом значении отражают современный уровень знаний в области макросистематики организмов. Грибы во втором своем значении — не экологическая группа и не экоморфологическое понятие, а скорее историко-логическое или историко-прагматическое понятие. (Здесь история понимается как история науки, а не как история макротаксона). Юнион «грибы» объединяет все таксоны, изучавшиеся ранее микологами, хотя и относимые ныне по объективным

причинам в различные царства органического мира. Напоминанием о том, что тот или иной таксон ранее рассматривался как грибной организм, призван служить суффикс «mycota», который рекомендуется использовать для таксона независимо от того, в каком царстве ныне он располагается. Это положение отражено в системе, принятой в микологическом словаре (8-е издание), которая на макро- или мегауровне представляется нам наиболее приемлемой в настоящий момент.

Классификация грибов, принятая в микологическом словаре (Hawksworth et al., 1995)

Protozoa	Fungi
Acrasiomycota	*Ascomycota*
Dictyosteliomycota	*Basidiomycota*
Myxomycota	*Basidiomycetes*
Myxomycetes	*Teliomycetes*
Protosteliomycetes	*Ustomycetes*
Plasmodiophoromycota	*Chytridiomycota*
Chromista	*Zygomycota*
Hyphochytridiomycota	*Trichomycetes*
Labyrinthulomycota	*Zygomycetes*
Oomycota	*Mitotic fungi*

Подчеркнем, что данная система приемлема только на уровне макротаксонов «верхних этажей» единой системы. В других отношениях это чисто искусственная классификация, в которой таксоны, начиная от порядка и ниже, располагаются по алфавиту. Отметим также, что в системе Hawksworth с соавт. (1995) дейтеромицеты логично объединены в искусственную группу (mitotic fungi), не имеющую самостоятельного таксономического значения.

Уточняя известное полусерьезное прагматическое определение грибов Hawksworth (Хоуксворт, 1992), что это организмы, изучаемые микологами, заметим, что микологи изучают грибы во втором смысле этого слова, т. е. «грибы» со строчной буквы, или «юнионы», по Barr (1992). Отметим также, что и термин «растение» — тоже в известной мере прагматическое или историческое понятие (юнион), т. е. обширный конгломерат самых разнообразных по происхождению полифилетических, но преимущественно фототрофных организмов, как это было, в частности, аргументировано в целом ряде работ (Уранов, 1979; Шафранова, 1990). Аналогична ситуация и с термином «протисты» (Andersen, 1998).

Следует подчеркнуть, что в микологии имеется немало добротно разработанных систем отдельных таксономических групп на уровнях семейства, порядка и даже класса. Однако необходимое условие — разноранговость признаков, используемых для разграничения крупных таксонов, их одинаковый «таксономический вес» — не всегда соблюдается в системах грибов разных авторов. В связи с этим детально разработанные системы отдельных групп грибов плохо стыкуются между собой в единую макросистему. Лавинообразный и противоречивый поток информации по систематике евкариотов, наблюдающийся в последние годы, весьма трудно оперативно и объективно усвоить в такой степени, чтобы была создана заслуживающая внимания новая филогенетическая система и чтобы она, эта система, к тому же не успела устареть к моменту ее опубликования. Процесс построения некоторых макросистем зачастую сводится лишь к перетасовке в них наименований макротаксонов при недостатке конкретных экспериментальных данных и явно избыточной псевдоэволюционной фразеологии. Нередко прослеживается соблазн видимой легкости построения макросистем, а проводимая ломка не всегда представляется обоснованной. Как реакция на вышесказанное, в последние годы у микологов прослеживается все более стойкое скептическое отношение к публикуемым «естественным» системам и их влечение к искусственным классификациям, в которых таксоны располагаются в алфавитном порядке без претензий на филогенетические обобщения.

В таких классификациях принцип удобства в целях быстрой идентификации грибов довлеет над принципом родства организмов, требующего длительных анализов и экспериментов.

Убедительные результаты в области макросистематики грибов последнего времени, как уже отмечалось выше, получены при использовании методов молекулярного анализа. Достоинства молекулярных исследований в микологии очевидны: получаемые схемы родства являются объективными, «разумными» в том смысле, что могут быть воспроизведены независимыми исследователями, использующими аналогичные алгоритмы построения древа (принцип верификации науки). Они во многом не зависят от субъективных, подчас интуитивных оценок эволюционной значимости морфологических признаков или «критериев их продвинутости». Анализ последовательностей рибосомной ДНК полезен для реконструкции филогенеза грибов, потому что он охватывает большое число признаков, позволяет отличить гомологию от конвергенции и историю от случая, а получаемые признаки отличаются консерватизмом и устойчивостью. При этом наиболее доказательные результаты дает кладистический анализ комбинаций морфологических и молекулярных признаков методом парсимонии. Совместный их анализ повышает статистическую значимость и устойчивость реконструкции, определяемые по значениям индексов бустрэпа и распада кладов при увеличении длины древа. Различия же филогенетических гипотез, нередко отмечаемые при построении древ, основанных на молекулярных данных, не превышают различий у существующих филогенетических схем, построенных по морфологическому принципу.

Высоко оценивая достоинства молекулярных методов для целей систематики грибов, в то же время не следует впадать в избыточную эйфорию. До сих пор молекулярные макрофилогенетические древа грибов в большом числе случаев только подтверждали ранее уже высказанные те или иные точки зрения на филогенез грибов на основе традиционных сравнительно-морфологических методов. Они выполняли при этом лишь роль третейского судьи при соперничающих гипотезах, основанных на традиционных сравнительно-морфологических методах. Для крупных обобщающих выводов до сих пор проанализировано явно недостаточное число таксонов. Не всегда бесспорен отбор «модельных» видов, подвергаемых анализу. В самих молекулярных реконструкциях обнаруживаются слабые места вследствие малого числа исследуемых видов, несовершенства алгоритмов построения древа и т. д. (Philippe, Adoutte, 1998).

К сожалению, результаты кластерного анализа первичных структур биополимеров, в частности рРНК, позволяют судить лишь о времени происхождения отдельного вида и последовательности дивергенции конкретных макромолекул. Только по анализу таких макромолекул без учета морфологических признаков невозможно оценить крупные масштабы эволюционного развития таксонов, поскольку история организмов и история молекул различны. Часто отмечаемое несовпадение филогенетических древ, построенных на основе кладистического анализа морфологических и молекулярных признаков, во многом объясняется этим обстоятельством. Справедливо суждение, что проблемы макросистематики невозможно решить простым накоплением новых признаков, поскольку с обыкновенным увеличением числа признаков многократно возрастает и количество вариантов ответа (Васильева, 1998; Vasilyeva, 1999). Само по себе увеличение признаков, годных для анализа, не решает проблем. Большинство из них может оказаться просто излишними («бритва Оккама»). Основная задача макросистематики состоит не столько в количественном накоплении все новых таксономических признаков, сколько в их объективной оценке, поскольку интерпретация результатов даже самых новейших методов может подчас осуществляться в рамках прежних, устаревших методологических подходов и догм.

Критика кладизма как инструмента познания филогенеза широко известна (Cronquist, 1987; Тахтаджян, 1987, 1997; Dick, 1997; Васильева, 1998; Vasilyeva, 1999, и др.). В самом деле, методами кладистики невозможно создать адекватную филогенетическую иерархию таксонов, но лишь иерархию признаков. Дихотомичность кладограмм и основанные на них классификационные схемы признаков оказываются

отражением принужденного упрощения сложной ситуации, существующей в природе, для объективного описания которой потребовалось бы построение кладограмм в многомерном пространстве. Л. Н. Васильева (1998) подчеркивает, что кладистика фактически демонстрирует собою стремление выхода из генеалогической филогенетики в иерархическую филогенетику, оставаясь переполненной генеалогическими идеями и концепциями. В последнее время эвристические установки кладизма как «признаковой классификации» были подвергнуты критике также с позиции психологии: закономерностей мыслительно-познавательного процесса человека (Михайлов, 1997). Следует также подчеркнуть, что грибы являются особо трудными организмами для кладистического анализа, в частности, из-за больших сложностей в оценке примитивности или «продвинутости» их признаков. При всем том очевидно, что и без анализа системы (иерархии) признаков нельзя создать филему, хотя бы приблизительно отражающую реальные взаимодействия организмов в эволюции. Без кладистического анализа как четкого логико-философского направления в классификации организмов любая «иерархия» признаков легко может превратиться в ее субъективную анархию.

Все же, несмотря на известные недостатки применения молекулярных методов и кладистики для целей макросистематики, микологи связывают именно с этими методами большие надежды вследствие слабой морфологической организации грибов. Тем более что многие из отмечаемых недостатков методов со временем могут быть преодолены и на этом пути уже достигнуты конкретные успехи. Среди достижений молекулярной микологии последних лет, приложимых к реконструкции филогенеза грибов, отметим концепцию молекулярных часов. Многие микологи уверены или надеются, что молекулярные данные во многом заменят практически отсутствующую у грибов палеонтологическую летопись. Пока же эта летопись для микологов представляется пучками неспряденных разрозненных волокон, а сетования на недостаток грибного палеонтологического материала стали общим местом. В некоторых работах на основе концепции молекулярных часов были предприняты попытки установить время дивергенции грибных таксонов по числу мутационных замен в ряде генов. Наиболее показательны в этом отношении работы с использованием анализа последовательностей 18s рРНК (Berbee, Taylor, 1993, 1995; Tehler, 1995, и др.). Возможно, что молекулярные данные смогут во многом заменить практически отсутствующую у грибов палеонтологическую летопись. M. Berbee и J. Taylor (1993, 1995) на основе концепции молекулярных часов предприняли попытку установить время дивергенции таксонов грибов с помощью анализа последовательностей 18s рРНК с использованием базы данных банка генов и по числу мутационных замен (субституций нуклеотидов) в ряде генов. Они вычислили (Berbee, Taylor, 1993), что базовые филумы грибов дивергировали от организмов, располагающихся на филогенетическом древе «ниже» *Chytridiomycota*, примерно 550 млн лет назад (л. н.); *Ascomycota* и *Basidiomycota* дивергировали 400 млн л. н., после выхода растений на сушу; многие аскомицетные дрожжи и плесени (*Eurotiales*) развились уже после возникновения цветковых (200 млн л. н.). Эти результаты во многом согласуются с палеомикологическими данными последних лет (Taylor, Taylor, 1997), согласно которым *Ascomycota* известны ниже силура (около 440 млн л. н.), в то время как древнейшие *Basidiomycota* появились около 380 млн л. н.

Поиску анцестральных групп для царств *Fungi* и Animalia посвящены работы, в которых наряду с методами электронной микроскопии центральное место уделено молекулярным исследованиям. В этой связи особое внимание было уделено эврибионтной группе воротничковых жгутиконосцев (*Choanoflagellatea*). Клетки этих жгутиковых имеют на апикальном конце цитоплазматический воронковидный воротничок, окружающий единственный жгутик, а также митохондрии с плоскими кристами (Hibberd, 1975; Жуков, 1978; Карпов, 1982; Жуков, Карпов, 1985). Воротничковые жгутиконосцы еще ранее постулировались Cavalier-Smith (1987) как наиболее вероятная среди ныне живущих предковая группа для царств грибов и животных. Позже он сгруппировал все эти одножгутиковые организмы в суперцарство Opisthokonta.

Эта группировка хоанофлагеллат, грибов и животных в единый хорошо очерченный клад ныне поддерживается молекулярными свидетельствами (Cavalier-Smith, Chao, 1995; Beakes, 1998). Хотя хоанофлагеллаты не обладают многими чертами, которые свойственны грибам, однако комплекс полосчатых корешковых структур, например, у пресноводной флагеллаты *Codosiga* (= *Codonosiga*) *botrytis* (Hibberd, 1975) замечательно схож с полосчатым, вееровидным базальным телом (кинетосомой), связывающим основание жгутика с ядром у таких хитридиевых, как виды *Karlingia* из сем. *Spizellomycetaceae* (Barr, 1980). Более того, хоанофлагеллаты имеют полуоткрытый способ митоза с инвазивным веретеном, как и представители хитридиевых грибов рода *Spizellomyces* (Beakes, 1981; Heath, 1981; Leadbeater, 1994). Имеется также морфологическое сходство между эпифитным хоанофлагеллатом *Salpinogoeca*, обитающим на диатомовых, и многими хитридиевыми, паразитирующими на этих водорослях. Грибам также близки по молекулярным данным свободноживущие, безжгутиковые морские виды рода *Corallochytrium*, которые ранее рассматривались в составе траустохитрид. Близкое родство между этими организмами обосновывается сходной морфологией их инцистированной покоящейся стадии, сходством жгутикового аппарата их амебоидов (Ragan et al., 1996), а также результатами секвенирования макромолекул 18s рРНК (Cavalier-Smith, Chao, 1995; Kerk et al., 1995; Spanggaard et al., 1996). Для обозначения этого клада Cavalier-Smith (1998a) предложил ранг класса *Ichthyosporea*. Неясно, являются ли ихтиоспоровики непосредственной предковой группой для грибов или они должны рассматриваться по отношению к последним в качестве параллельной, сестринской группы. В любом случае, судя по молекулярным данным, грибы имеют единого монофилетического предка с хоанофлагеллатами и животными, расположенного в кроне низших евкариотов. В свою очередь предполагается, что все эти группы развивались из двужгутиковых протистов с трубчатыми кристами митохондрий, близких современным видам рода *Apusomonas*. Представители этого рода имеют два хлестательных жгутика (ундулоподия), расположенных в вентральном желобке клетки (Karpoff, Zhukov, 1986). В то же время точные сведения об исходном предковом для *Fungi* и Animalia протисте отсутствуют, порядок ветвления в пределах клада Neomonada (Cavalier-Smith, 1998b) также остается пока невыясненным. Полезно помнить, что имеется еще немало организмов, не изученных в деталях или даже пока не обнаруженных, но которые могли бы точнее определить связи между грибами, протистами и животными.

Заключение

XXI век, по-видимому, будет веком более прагматичной макросистематики грибов, активно использующей методы молекулярной биологии. Именно здесь следует ожидать новых успехов и прорывов. Особо подчеркнем те возможности, которые открываются перед систематикой грибов при исследовании хранящихся в гербариях образцов методами молекулярной биологии. В первую очередь это касается исследования ДНК методами PCR (полимеразной цепной реакции), открывающими поистине новые горизонты изучения систематики и биологического разнообразия грибов (Haines, Cooper, 1993, 1994; Bridge, Hawksworth, 1998). В этом случае резко возрастает значение микологических гербариев как хранилищ генофондов организмов, годных для филогенетического анализа.

Значение исследований ультраструктуры и биохимии у слабо изученных таксонов грибов также будет сохраняться. Необходимость построения филогенетических систем грибов, основанных на принципах родства, будет во многом диктоваться нуждами биотехнологии и генетической инженерии. Возможно, в будущем наряду с традиционными филогенетическими системами более широкое распространение в микологии получат системы, основанные на анализе иерархии не таксонов, а отдельных конкретных признаков или даже генов, с отказом от претензий на генеалогическую определенность таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцева М. А. Царство грибов и его положение в системе органического мира // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1084—1089.

Васильев А. Е. О примитивных чертах организации грибной клетки и происхождении евкариотов // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1145—1156.

Васильева Лар. Н. Кладистика в микологии // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. Вып. 2. С. 1—10.

Воронцов Н. Н. Системы органического мира и положение животных в них. I. Обзор предшествующих систем. Симгенез в эволюции прокариот. Концепция прогенот, принципы построения макросистем // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 11. С. 1668—1684.

Жуков Б. Ф. Система воротничковых жгутиконосцев (Choanoflagellida Kent, Protozoa) // Биология низших организмов. Рыбинск, 1978. С. 104—122.

Жуков Б. Ф., Карпов С. А. Пресноводные воротничковые жгутиконосцы. Л., 1985. 120 с.

Камалетдинова Ф. И., Васильев А. Е. Цитология дискомицетов. Алма-Ата, 1982. 176 с.

Карпов С. А. Ультраструктура пресноводного воротничкового жгутиконосца Monosiga ovata // Цитология. 1982. Т. 24. № 4. С. 400—404.

Карпов С. А. Система протистов. Омск, 1990. 172 с.

Козо-Полянский Б. М. О новой системе растений // ДАН СССР. 1947. Т. 56. № 3. С. 309—311.

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. СПб., 1994. Ч. 1. Пролегомены к построению филемы. 282 с.; 1998. Ч. 2. Прокариоты и низшие евкариоты. 358 с.

Мережковский К. С. Конспективный курс общей ботаники. Казань, 1910. Ч. 1. 170 с.

Мирабдуллаев И. М. Проблема происхождения эукариот // Успехи соврем. биологии. 1989а. Т. 107. С. 341—356.

Мирабдуллаев И. М. Проблемы классификации живого на уровне царств // Журн. общ. биол. 1989б. Т. 50. № 6. С. 727—736.

Мирабдуллаев И. М. О происхождении и положении грибов в системе органического мира // Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 30—41.

Михайлов К. Е. Классификация признаков или иерархия таксонов? // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 3. С. 107—112.

Попова Л. А., Каратыгин И. В. Дифференциация жгутиков зооспор в спорангиях Plasmopara viticola (Berk. et Curt.) Berl. et de T. // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10. Вып. 2. С. 139—141.

Райков И. Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л., 1978. 328 с.

Старобогатов Я. И. К вопросу о числе царств эукариотных организмов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 144. С. 4—25.

Старобогатов Я. И. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 191—222.

Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22—32.

Тахтаджян А. Л. Растения в системе организмов // Жизнь растений. М., 1974. Т. 1. С. 49—57.

Тахтаджян А. Л. Система органического мира // БСЭ. 1976. Т. 23. С. 466—468.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Уранов А. А. Методологические основы систематики растений (в их историческом развитии). М., 1979. 139 с.

Хоуксворт Д. Л. Общее количество грибов, их значение в функционировании экосистем, сохранение и значение для человека // Микология и фитопатология. 1992. Т. 26. Вып. 2. С. 152—166.

Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 72—88.

Alexopoulos C. J., Mims C. W., Blackwell M. Introductory mycology. New York, 1996. 580 p.

Andersen R. A. What to do with Protists? // Austral. J. Syst. Bot. 1998. Vol. 11. N 2. P. 185—201.

Baldauf S. L., Doolittle W. F. Origin and evolution of the slime moulds // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1997. Vol. 94. P. 12 007—12 012.

Baldauf S. L., Palmer J. D. Animals and fungi are each other's closes relatives, congruent evidence from multiple proteins // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1993. Vol. 90. P. 11 558—11 562.

Baldauf S. L., Palmer J. D., Doolittle W. F. The root of the universal tree and origin of eukaryotes based on elongation factor phylogeny // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 93. P. 7749—7754.

Barr D. J. S. Taxonomy and phylogeny of chytrids // BioSystems. 1978. Vol. 10. P. 153—165.

Barr D. J. S. An outline for the reclassification of the Chytridiales, and for a new order, the Spizellomycetales // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 12. P. 2380—2394.
Barr D. J. S. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of mycologist // Mycologia. 1992. Vol. 84. N 1. P. 1—11.
Bauer R., Oberwinkler F., Vánky K. Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. N 8. P. 1273—1314.
Beakes G. W. Ultrastructure of the phycomycete nucleus // The fungal nucleus. Cambridge, 1981. P. 1—35.
Beakes G. W. Relationships between lower fungi and protozoa // Evolutionary relationships among Protozoa. Dordrecht; Boston; London, 1998. P. 351—374.
Berbee M. L. Loculoascomycete origin and evolution of filamentous ascomycete morphology based on 18s rRNA gene sequence date // Molecular Biol. Serol. 1996. Vol. 13. N 3. P. 462—470.
Berbee M. L., Taylor J. W. Convergence in ascospore discharge mechanism among pyrenomycete fungi based on 18s ribosomal RNA gene consequence // Molecular Phyl. Evol. 1992. Vol. 1. P. 59—71.
Berbee M. L., Taylor J. W. Dating the evolutionary radiations of the true fungi // Can. J. Bot. 1993. Vol. 71. N 6. P. 1114—1127.
Berbee M. L., Taylor J. W. From 18s ribosomal sequence date to evolution of morphology among the fungi // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73 (Suppl. 1). P. S677—S683.
Berres M. E., Szabo L. J., McLaughlin D. J. Phylogenetic relationships in auriculariaceus basidiomycetes based on 25s ribosomal DNA sequences // Mycologia. 1995. Vol. 87. N 6. P. 821—840.
Bowman B. H., Taylor J. W., Browilee A. G. et al. Molecular evolution of the fungi: relationships of Basidiomycetes, Ascomycetes and Chytridiomycetes // Molecular Biol. Evol. 1992. Vol. 8. P. 285—296.
Bridge P. D., Hawksworth D. L. What molecular biology has to tell us at the species level in lichenized fungi // Lichenologist. 1998. Vol. 30. N 4—5. P. 307—320.
Bruns T. D., White T. J., Taylor J. W. Fungal molecular systematics // Ann. Rev. Ecol. 1991. Vol. 22. P. 525—564.
Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? // BioSystems. 1981. Vol. 14. N 3-4. P. 461—481.
Cavalier-Smith T. A 6-kingdom classification and unified phylogeny // Endocytobiology. 1983. Vol. 2. P. 1027—1034.
Cavalier-Smith T. The origin of fungi and pseudofungi // Evolutionary biology of the fungi. Cambridge, 1987. P. 339—353.
Cavalier-Smith T. Autogenous origin of eukaryotes but symbiotic origin of metakaryotes // Endocytobiology. 1990. Vol. 4. P. 571—574.
Cavalier-Smith T. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution — megasystematics of the new protozoan subkingdoms Eozoa and Neozoa // Arch. Protist. 1997a. Bd 147. N 3-4. S. 237—258.
Cavalier-Smith T. Sagenista and Bigyra, two phyla of heterokont chromists // Arch. Protist. 1997b. Bd 148. S. 253—267.
Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. 1998a. Vol. 73. N 3. P. 203—266.
Cavalier-Smith T. Neomonada and origin of animals and fungi // Evolutionary relationships among Protozoa. Dorgent, Boston, London, 1998b. P. 375—399.
Cavalier-Smith T., Allsopp M. T. E. P., Chao E. E. Thraustochytrids are chromists, not *Fungi* // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1994. Vol. 339. P. 139—146.
Cavalier-Smith T., Allsopp M. T. E. P., Chao E. E. et al. Ribosomal RNA evidence for chloroplast loss within Heterokonta, pedinellid relationships and revised classification of ochristan algae // Arch. Protist. 1995. Bd 145. S. 209—220.
Cavalier-Smith T., Chao E. E. Sarcomonad ribosomal RNA sequences, rhizopod phylogeny, and the origin euglyphid amoebae // Arch. Protist. 1997. Vol. 147. S. 227—236.
Conard H. S. Plants of Iowa, being a fifth edition of the Grinnel Flora, revised and enlarged // Iowa Acad. Sci., Biol. Surv. Publ. 1939. Vol. 2. P. 1—95.
Cronquist A. A botanical critique of cladism // Bot. Rev. 1987. Vol. 53. N 1. P. 1—52.
Dick M. W. Fungi, flagella and phylogeny // Mycol. Res. 1997. Vol. 101. N 4. P. 385—394.
Dillon L. S. A reclassification of the major group organisms based upon comparative cytology // Syst. Zool. 1963. Vol. 12. P. 70—82.
Dillon L. S. Ultrastructure, macromolecules, and evolution. New York; London, 1981. 708 p.

Dong J., Chen W., Crane J. L. Phylogenetic studies of the Leptosphaeriaceae, Pleosporaceae and some other Loculoascomycetes based on nuclear ribosomal DNA sequences // Mycol. Res. 1998. Vol. 102. N 2. P. 151—156.

Durrieu G. What statute for fungi? // Cryptogamie Mycologie. 1995. Vol. 16. N 1. P. 27—36.

Edwards P. A. A classification of plants into higher taxa based on cytological and biochemical criteria // Taxon. 1976. Vol. 25. N 5-6. P. 529—542.

Eriksson O. E. DNA and ascomycete systematics // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73 (Suppl. 1). P. S784—S789.

Förster H., Coffey M. D., Ellwood H. J., Sogin M. L. Sequence analysis of the small subunit ribosomal RNAs of the three zoosporic fungi and implications for fungal evolution // Mycologia. 1990. Vol. 82. P. 306—312.

Fries E. M. Systema mycologicum. Sistems Fungorum ordines, genera et species, huc usuque cognitas. Lundae, 1821. Vol. 1. 520 p.

Gunderson J. H., Elwood H. J., Ingold A. et al. Phylogenetic relationships between *Chlorophytes*, *Chrysophytes* and *Oomycetes* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84. P. 5827—5883.

Haines J. H., Cooper C. R. DNA and mycological herbaria // Fungal holomorph: mitotic, meiotic and pleomorphic speciation of fungal systematics. Wallingford, 1993. P. 305—315.

Haines J. H., Cooper C. R. DNA from herbarium specimens // Ancient DNA, Berlin, 1994. P. 166—181.

Hawksworth D. L. Steps along the way to a harmonised bionomenclature // Taxon. 1995. Vol. 44. P. 447—456.

Hawksworth D. L. Progress towards an improved system of bionomenclature for the next millennium // Ботаника и микология на пути в третье тысячелетие. Киев, 1996. С. 84—91.

Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N. Ainsworth's and Bisby's dictionary of the *Fungi*. Eighth ed. Wallingford, 1995. 616 p.

Heath I. B. Nucleus-associated organelles in fungi // Intern. Rev. Cytol. 1981. Vol. 69. P. 191—221.

Hibberd D. J. Observations on the ultrastructure of the choanoflagellate *Codosiga botrytis* (Ehr.) Saville-Kent with special reference to the flagellar apparatus // J. Cell Sci. 1975. Vol. 17. P. 191—219.

Kandler O. The early diversification of life // Early life on Earth. Nobel symposium. New York, 1994. P. 152—160.

Karpoff S. A., Zhukov B. F. Ultrastructure and taxonomic position of Apusomonas proboscidea Alexeieff // Arch. Protist. 1986. Bd 131. S. 13—26.

Kerk D., Gee A., Standish M. et al. The rosette agent of Chinook salmon (Onocorhynchus tshawytscha) is closely related to choanoflagellates, as determined by the phylogenetic analyses of its small ribosomal subunit RNA // Marine Biology. 1995. Vol. 122. P. 187—192.

Leadbeater B. S. C. Developmental studies on the loricate choanoflagellate Stephanoeca diplocostata Ellis // Europ. J. Protist. 1994. Vol. 30. P. 171—183.

Leedale G. F. How many are the kingdoms of organisms? // Taxon. 1974. Vol. 32. P. 261—270.

Lewis R. A new place for fungi? Molecular evolution studies suggest fungi should be taxonomicaly transposed // BioScience. 1994. Vol. 44. N 6. P. 389—391.

Margulis L. Archeal-eubacterial mergers in the origin of eukarya: phylogenetic classification of life // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1996. Vol. 93. P. 1071—1076.

Margulis L., Schwartz K. V. Five kingdoms. Ed. 3. New York, 1997. 381 p.

Mashansky V. P., Drozdov A. L. The principle of conservatism at the level of cellular ultrastructures and the problem of the appearance of life on Earth // Lectures in theoretical biology. Tallinn, 1988. P. 113—120.

McLaughlin D. J., Berres M. E., Szabo L. J. Molecules and morphology in basidiomycete phylogeny // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73 (Suppl. 1). P. S684—S692.

McLaughlin D. J., McLaughlin E. G., Lemke P. A. Systematics and evolution // The Mycota. Berlin, 1998. Vol. 7. 450 p.

Mereschkovsky K. Über Nature and Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche // Biol. Zbl. 1905. Bd 25. N 18. S. 593—604.

Oberwinkler F. Anmerkungen zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzenges., Pflanzengeogr. 1985. Bd 107. H. 1—4. S. 541—580.

Patterson D. J. Stramenopiles: chromophytes from a protistan perspective // Chromophyte Algae: problems and perspectives. Oxford, 1989. P. 357—379.

Patterson D. J., Larsen J. A perspective on protistan nomenclature // J. Protozoology. 1992. Vol. 39. P. 125—131.

Philippe H., Adoutte A. The molecular phylogeny of Eukaryota: solid facts and uncertainties // Evolutionary relationships among Protozoa. Dordrecht, Boston, London, 1998. P. 25—56.

Ragan M. A., Goggin C. L., Cawthorn R. J. et al. A novel clad of fungus-like parasites near the animal-fungal divergence // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1996. Vol. 93. P. 11 907—11 912.

Sogin M. L., Silberman J. D. Evolution of the protists and protistan parasites from the perspective of molecular systematics // Intern. J. Parasit. 1998. Vol. 28. N 1. P. 11—20.

Spanggaard B., Shouboe P., Rossen L., Taylor J. W. Phylogenetic relationships of the intercellular fish pathogen Ichthyophonus hoferi and fungi, choanoflagellates and the rosette agent // Marine Biology. 1996. Vol. 126. P. 109—115.

Swann E. C., Taylor J. W. Higher taxa of basidiomycetes: an 18S rRNA gene perspective // Mycologia. 1993. Vol. 85. N 6. P. 932—936.

Swann E. C., Taylor J. W. Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics: evidence from the 18A rRNA gene // Can. J. Bot. 1995a. Vol. 73 (Suppl. 1). P. S862—S868.

Swann E. C., Taylor J. W. Phylogenetic diversity of yeast-producing basidiomycetes // Mycol. Res. 1995b. Vol. 99. N 10. P. 1205—1210.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Taylor F. J. R. Implication and extensions of the serial endosymbiosis theory of the origin of eukaryotes // Taxon. 1974. Vol. 23. N 3. P. 229—258.

Taylor F. J. R. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of lower eukaryotes // BioSystems. 1978. Vol. 10. P. 67—89.

Taylor T. N., Taylor E. L. The distribution and interactions of some Palaeozoic fungi // Rev. Palaeobot., Palinol. 1997. Vol. 95. N 1-4. P. 83—94.

Tehler A. Morphological data, molecular data, and total evidence in phylogenetic analysis // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73 (Suppl. 1). P. S667—S676.

Van de Peer Y., Naefs J.-M., De Rijk P. Ribosomal RNA as a tool for studying evolution // Belg. J. Bot. 1992. Vol. 125. N 2. P. 174—190.

Vasilyeva L. Systematics in mycology. Berlin; Stuttgart, 1999. 253 p. (Bibliotheca Mycologica; Bd 178).

Veuthey A.-L., Bittar G. Phylogenetic relationships of *Fungi*, *Plantae* and Animalia inferred from homologous comparison of ribosomal proteins // J. Mol. Evol. 1998. Vol. 47. N 1. P. 81—92.

Wainqright P. O., Hinkle G., Sogin M. L., Stickel S. K. Monophyletic origins of the Metazoa, an evolutionary link with Fungi // Sci. 1993. Vol. 260. P. 340—342.

Whittaker R. H. New concept of kingdoms of organisms // Sci. 1969. Vol. 163. N 3863. P. 150—160.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XI 1999

SUMMARY

Some problems of modern systematics of fungi are discussed and major macrosystems are analysed. Special attention is devoted to the recent edition of system developed by T. Cavalier-Smith (1998). This system contains some essential merits and some demerits. Moratorium on publishing of fungal macrosystems until 2050 is proposed. The nature of ancestral fungi is discussed. The collar flagellates (*Choanoflagellatea*) are the most likely extant protist group ancestral to both animals and fungi.

УДК 582.677.1

© M. A. Baranova, C. Jeffrey

STOMATOGRAPHICAL FEATURES IN THE SYSTEMATICS OF THE *MAGNOLIACEAE*

М. А. БАРАНОВА, Ч. ДЖЕФФРИ. СТОМАТОГРАФИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И СИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА *MAGNOLIACEAE*

The results of a detailed stomatographical study of the *Magnoliaceae* are compared with findings of recent work on seed morphology, branch initiation pattern, floral scent chemistry and molecular systematics. Their significance for the classification of the family is assessed and on their combined basis, the outlines of a possible improved classification of the family are presented. Several genera as currently circumscribed — *Magnolia, Talauma, Aromadendron* and possibly *Dugandiodendron* — appear not to be natural groups and the generic structure of the subfamily *Magnolioideae*, currently in dispute, clearly requires revision. The recognition of 15 genera in the subfamily would be in accordance with the stomatographical data, but the delimitation of tribes and subtribes remains problematical.

Key words: *Magnoliaceae*, stomatography, systematics.

It has become increasingly realized that many of the character-states traditionally employed in the taxonomic subdivision of the *Magnoliaceae* Juss. have evolved independently more than once within the family and thus represent parallelisms, not homologies. Examples of such character-states are adnation of the stipules to the petiole, prolongation of the anther-connective into an apical appendage, stipitation of the gynoecium, connation or concrescence of the carpels and reduction in ovule number. This realization has been accompanied by two opposing tendencies in the systematics of the subfamily *Magnolioideae*. One, as exemplified in the work of H. Nooteboom (Nooteboom, 1985, 1987; Chen, Nooteboom, 1993), is the reduction of a number of formerly-accepted genera to an expanded *Magnolia*. The other, expressed particularly in the work of Y.-W. Law [Liu] (Law, 1984, 1996; Liu, 1998) is the recognition of a number of oligotypic or monotypic autapomorphic taxa as distinct genera and subtribes. Both these tendencies are unsatisfactory in that they leave largely untouched a paraphyletic core genus *Magnolia*, within and outwith of which relationships remain largely unresolved. Attempts to find new, truly homologous character-states defining monophyletic groups (synapomorphies) have been minimal. Too few characters were included in a morphological cladistic study (Li, 1997) for the adequate distinction of homoplasious and homologous similarities.

Recent research on the morphology of the chalazal region of the endotesta (Xu, Wu, 1998a, b), on the process of branch initiation (Figlar, 1998), on floral scent chemistry (Azuma et al., 1997) and in molecular systematics (Qiu et al., 1993, 1995a, b; Azuma et al., 1998, 1999; Kim et al., 1998, 1999; Shi et al., 1998; Ueda et al., 1998; Jin et al., 1999; Su et al., 1999) has now provided independent and important new data indicating the lines along which a more informative subdivision of the *Magnoliaceae* might be made. Furthermore, there exists a very large and comprehensive body of stomatographical data (Баранова, 1971), full use of which has yet to be made in *Magnoliaceae* systematics. In this paper, these data are related to the more recent findings and on their combined basis, improvements to the taxonomic structure of the family are suggested.

Material and methods

The stomatographical investigations were carried out using preparations made from herbarium material. Full details of material and methods employed in the original studies have already been given (Baranova, 1972). Further material of *Dugandiodendron* (Баранова, 1990), material of *Parakmeria, Manglietiastrum* and *Woonyoungia* from the collections of the South China Botanical Institute, Guangzhou, made available through the courtesy of Prof. Wu Qigen (Baranova et al., 1998) and of *Sinomanglietia* and *Magnolia pacifica* from the collections of the Magnolian Grove Arboretum, Pomona, N. Y., kindly provided by Mr Richard B. Figlar, has also been studied. The figures are all from epidermal preparations of the leaf abaxial (lower) surface, the LM × 400.

The following principles have been observed in the construction of the outline of a possible revised classification within the family. Taxa should be natural groups, i. e., hypotheses of monophyly. As full as possible use should be made of the various ranks of the taxonomic hierarchy in the expression of relationships and the provision of information. Genera should have a readily appreciated facies. Monotypic taxa should be avoided as far as possible, as uninformative of sister-group relationships.

Results and discussion

14 stomatographical groups are recognizable in the family, 13 of them in the subfamily *Magnolioideae*. They are characterized as follows.

Group 1 (= *Liriodendron* L.).

Species studied: *Liriodendron chinense* L., *L. tulipifera* L.

Cuticular membrane thin, fragile; cells of upper epidermis irregular, with curved or very sinuous walls; veins absent or present, 3 or 5—6 cells wide; cells of lower epidermis irregular, papillose, with curved or very sinuous walls; veins absent or present, 3 cells wide; stomata both paracytic and anomocytic with paracytic strongly predominating, solitary, 1.7—2.0 times as long as wide; guard cells partly covered by the subsidiary cells, epidermal cell walls of guard cells thin, poral distinct or indistinct; stomatal rim thin, oblong; poles rounded, truncate or slightly emarginate, sometimes with T-pieces; subepidermal layer present under upper epidermis. (Pl. I, *1*).

As pointed out previously (Baranova, 1972), *Liriodendron* is stomatographically unique amongst the *Magnoliaceae* in that some anomocytic stomata occur intermingled with a larger number of paracytic stomata. In the rest of the family, anomocytic stomata occur only as rare anomalies. Stomatographical data thus confirm the status of *Liriodendron* as the sole extant genus of a very distinct taxon, for which the rank of subfamily (*Liriodendroideae* (Barkley) Law) appears to be the most appropriate.

Apart from *Liriodendron*, the rest of the *Magnoliaceae* form a highly natural group (subfam. *Magnolioideae* Law) relatively uniform in all its vegetative and reproductive parts. The general stomatographical features have been outlined previously (Баранова, 1962, 1969; Baranova, 1972); the stomata are normally almost exclusively of the paracytic (and most frequently of the brachyparacytic) type.

Group 2 (= *Magnolia* L. sect. *Splendentes* Dandy ex A. Vazquez; *Dugandiodendron* Lozano pro parte).

Species studied: *Dugandiodendron ptaritepuianum* (Steyerm.) Lozano; *Magnolia cubensis* Urban, *M. pallescens* Urban et Eckman, *M. portoricensis* Bello, *M. splendens* Urban.

Cuticular membrane moderately to appreciably thick; cells of upper epidermis irregular or polygonal, with straight to very sinuous walls; veins absent or sometimes weakly evident, 3—5 cells wide; cells of lower epidermis irregular, sometimes papillose, with

curved, sinuous or plicate walls; veins absent or well-defined, 3—4 cells wide; stomata solitary, sunken, 1.3—1.6 times as long as wide; walls of subsidiary cells plicate; epidermal cell walls of guard cells hidden by the subsidiary cells, poral walls usually evident; stomatal rim elliptic or oblong, thickened; poles rounded or slightly emarginate; hair bases sometimes present on lower epidermis, 2—4-celled; subepidermal layer present under upper and sometimes also the lower epidermis, 2 cells thick, the cells with straight thickened walls. (Pl. I, *2, 3*).

The stomata of the species of this group studied differ strongly from those of all other members of the subfamily *Magnolioideae* in that the subsidiary cells are plicate and hide the guard cells. Apart from the West Indian species of *Magnolia* formerly referred to sect. *Theorhodon* Spach and now to sect. *Splendentes* Dandy ex A. Vazquez, this group appears to contain also 3 species from the South American continent, at present referred to *Dugandiodendron* Lozano, namely *D. ptaritepuianum* (Баранова, 1971), *D. colombianum* (Little) Lozano and *D. urraroense* Lozano (Schnetter, Lozano-Contreras, 1985). The sole member of the group studied serologically (Johnson, 1953; Johnson, Fairbrothers, 1965) was found to exhibit very little resemblance to the other species of *Magnolia* studied, not much more than that between *Liriodendron* and the rest of the *Magnoliaceae*. In two cpDNA sequence studies (Azuma et al., 1998, 1999), *M. portoricensis* and *M. splendens* form a strongly-supported clade between *Liriodendron* and the rest of the family. Taken together, these facts strongly suggest that the separation of this group of species as a distinct genus would be desirable.

Group 3 (= *Dugandiodendron* Lozano s. str.).

Species studied: *Dugandiodendron chimantense* (Steyerm. et Maguire) Lozano, *D. striatifolium* (Little) Lozano.

Stomatographically (pl. II, *1*), these species are very similar to the species comprising group 5 in this study, i. e., the species of *Talauma* Juss. sect. *Talauma* and *Magnolia* sect. *Magnolia* and sect. *Theorhodon* (Баранова, 1990), as are the majority of the species of *Dugandiodendron*, including the type species, *D. mahachae* Lozano (Schnetter, Lozano-Contreras, 1985). Published sclerotesta chalazal structure and molecular data are lacking. However, they share with the species of group 2 the extension of the anther-connective into a long, setiform appendage which supports the stamen during pollen shedding (Howard, 1948; Vazquez, 1994; Lozano-Contreras, 1994), apparently a unique feature among *Magnoliaceae*. The two groups are therefore placed here as tentative sister-groups, which together might be considered to constitute a separate tribe distinct from the rest of the *Magnolioideae*.

The rest of the *Magnolioideae* are characterized by stamens in which the anther-connective is not extended into a long, setiform appendage or if so (as in Old World species referred to *Aromadendron* Bl. and *Manglietiastrum* Law), then without the specialized function in pollen shedding as in the two preceding groups. In molecular cladistic studies (Qiu et al., 1993; Azuma et al., 1998, 1999) they form a robustly monophyletic group, and their recognition as a single taxon of tribal rank (*Magnolieae* Law s. str.) would seem appropriate.

A characteristic V-shaped depression on the chalazal region of the endotesta surrounding a central hollow tube is unique to the members of the following three groups (Xu, Wu, 1998a, b) which together might be recognizable as constituting a taxon (*Magnoliinae* Law s. str.) at subtribal rank. Each group might be accorded generic rank; all are confined to the New World.

Group 4 (= *Magnolia* L. sect. *Rytidospermum* Spach pro parte).

Species studied: *Magnolia dealbata* Zucc., *M. macrophylla* Michx.

Cuticular membrane very thin, fragile; cells of upper epidermis polygonal or irregular, with straight or curved anticlinal walls; veins evident, 2 cells wide; cells of lower epidermis irregular or polygonal, with straight or sometimes curved walls; veins

conspicuous, 2—4 cells wide, larger veins up to 9 cells wide sometimes also visible; stomata in groups of 3—7—many in the alveoles of the veins, 1.2—1.4 times as long as wide; subsidiary cells little differentiated from the ordinary epidermal cells; epidermal cell walls of guard cells thin or indistinct, poral evident or indistinct; stomatal rim indistinct or absent, poles rounded to sometimes emarginate; hair bases present on the lower epidermis, 2—5-celled.

This small group of species is stomatographically very distinct in its small stomata usually arranged in groups, indistinct or undeveloped stomatal rim and well-expressed venation on both upper and lower epidermis. It differs in these features from *M. fraseri* Walt. (our group 6), to which it is sometimes considered close on account of similar auriculiform leaf-bases. It has been shown, however, to be genetically distant from *M. fraseri* by both cpDNA and allozyme analyses (Qiu et al., 1995a; Qiu, Parks, 1994). In molecular cladistic analyses, the two species here included form a clade either with unresolved relationships to the rest of the *Magnolieae* (Azuma et al., 1998) or forming a sister-group to the rest of the *Magnolieae* (Kim et al., 1998, 1999).

Group 5 (= *Magnolia* L. sect. *Magnolia* et sect. *Theorhodon* Spach s. str.; *Talauma* Juss. sect. *Talauma*).

Species studied: *Magnolia virginiana* L. (sect. *Magnolia*); *M. grandiflora* L., *M. latahensis* (Berry) Brown (Baranova, Figlar, 1998), *M. pacifica* A. Vazquez; *M. schiedeana* Schltdl., *M. sororum* Siebert (sect. *Theorhodon*); *Talauma amazonica* Ducke, *T. dodecapetala* (Lam.) Urban, *T. gloriensis* Pittier, *T. mexicana* (DC.) D. Don, *T. minor* Urban, *T. ovata* StHil., *T. sambuensis* Pittier.

Cuticular membrane usually moderately, rarely appreciably thick, less often thin; cells of upper epidermis irregular or rarely polygonal, with straight, curved or rarely sinuous walls; veins absent or rarely poorly visible, 4—6 cells wide; cells of lower epidermis irregular, with curved or slightly to very sinuous walls; veins evident or poorly differentiated, 2—4 cells wide, rarely absent; stomata solitary and rarely paired or usually both solitary and in groups of 2—5 (rarely many) in the alveoles of the veins, 0.9—1.3 times as long as wide, often isodiametric; subsidiary cells to an appreciable extent below and hidden by the guard cells; epidermal cell walls of guard cells thin and indistinct, rarely apparent, poral indistinct or less often apparent; stomatal rim usually small, appearing as a thin to thickened, often subquadrate circle, oblong or rarely ellipse in the centre of the guard cells, rarely elongated; poles rounded to slightly emarginate, sometimes with T-pieces or the vertical part thereof; peristomatal rim prominent; hair bases absent or sometimes present on the lower epidermis, 2—4—8(—10)-celled. (Pl. I, *4, 5*; II, *2*).

The species of this group (*Magnolia* s. str. as here defined) have a very distinctive stomatographical facies, on account of the more or less isodiametric stomata with small central stomatal rim, prominent peristomatal rim and the subsidiary cells largely hidden by the guard cells. In epidermal features, the sole member of *Magnolia* sect. *Magnolia*, *M. virginiana*, is extremely close to those of *Magnolia* sect. *Theorhodon*, and in their turn, the species of the New World sect. *Talauma* of *Talauma* Juss. are close to the Mexican and Central American species of *Magnolia* sect. *Theorhodon* but differ appreciably from the Asiatic species referred to that genus and comprising *Talauma* sect. *Blumiana* Bl. The one American species of *Talauma* studied, *T. ovata*, differs strongly in the structure of its carpels from the four Asiatic species investigated (Canright, 1960). Likewise, there are differences between the Asiatic and American species of *Talauma* in the distribution of the leaf sclerids (Tucker, 1964). In some molecular phylogenetic analyses, the species of this group form a monophyletic group in which sect. *Theorhodon* is paraphyletic with respect to sect. *Magnolia* (Azuma et al., 1998; Kim et al., 1998). Although in another molecular study (Kim et al., 1999) the one *Talauma* species included, *T. dodecapetala*, did not group with the species of *Magnolia* sect. *Magnolia* and sect. *Theorhodon*, nevertheless the recognition of *Magnolia* in the circumscription here given as a distinct genus confined to the New World, would appear to be well-founded. Within it, two sections, sect. *Magnolia* and sect. *Talauma* (Juss.) Baill., might be upheld.

Group 6 (= *Magnolia* L. sect. *Rytidospermum* Spach pro parte).

Species studied: *Magnolia fraseri* Walt.

Cuticular membrane thin, fragile; cells of upper epidermis irregular, with straight or slightly curved walls; veins absent; cells of lower epidermis irregular, with straight or slightly curved walls; veins absent; stomata mostly solitary, sometimes in groups of 2—3, 1.4 times as long as wide; epidermal cell walls of guard cells thin, poral apparent or indistinct; stomatal rim oblong; poles rounded.

M. fraseri differs stomatographically from *M. macrophylla* and *M. dealbata* in its much larger, mostly solitary stomata and in the greater development of the stomatal rim. From the species of group 5 (*Magnolia* s. str.) it differs in its more elongated stomata, but it is otherwise close. In its floral scent composition (Azuma et al., 1997) its close ally *M. pyramidata* Bartr. ex Pursh shows similarities to both *Magnolia* s. str. and to *Magnolia* sect. *Rytidospermum* s. str. of the following group (group 7) of this study, while in molecular studies (Azuma et al., 1998; Kim et al., 1999) the two species form a distinct clade of unresolved relationships. This small group of two taxa might be treated either as a distinct section of *Magnolia* s. str. or as a distinct but allied genus.

Group 7 (= *Magnolia* L. sect. *Rytidospermum* Spach. s. str. et sect. *Oyama* Nakai).

Species studied: *Magnolia hypoleuca* Sieb. et Zucc., *M. officinalis* Rehd. et Wils., *M. tripetala* L. (sect. *Rytidospermum*); *M. sieboldii* K. Koch, *M. wilsonii* (Finet et Gagnep.) Rehd. (sect. *Oyama*); *M.* × *watsonii* Hook f. (intersectional hybrid, *M. hypoleuca* × *M. sieboldii*).

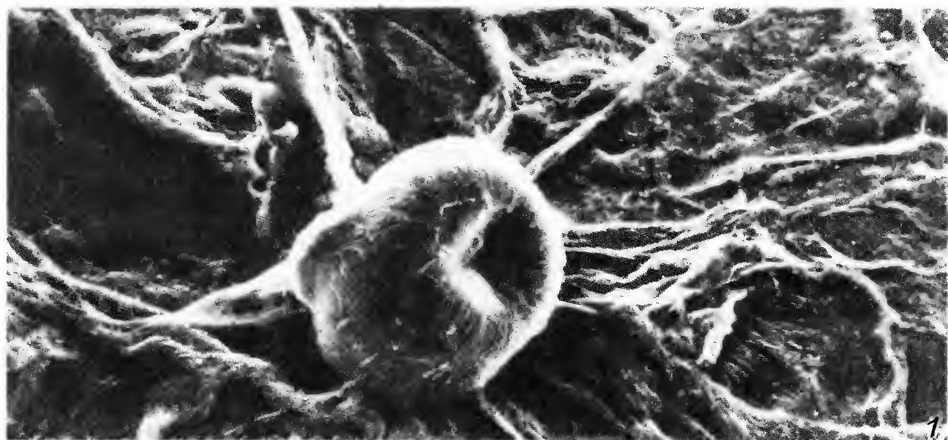
Cuticular membrane thin, fragile; cells of upper epidermis polygonal or less often irregular, with straight or slightly curved walls; veins evident, 2—3(—4) cells wide, or absent; cells of lower epidermis irregular or very rarely polygonal, with straight to curved walls; veins absent or less often well-developed, 2—7 cells wide; stomata solitary or in groups of 2—5, 1.3—2.1 times as long as wide; epidermal cell walls of guard cells thin and indistinct, very rarely apparent, poral distinct or indistinct; stomatal rim elliptic or rarely oblong, thin, weakly developed or not apparent, poles rounded or emarginate; hair bases present on lower and sometimes also upper epidermis, on lower epidermis of 2—5 cells, on upper of 2—8 cells.

Sect. *Oyama* is characterized by proleptic branch initiation, though without the prolific and/or precocious flowering characteristic of the *Michelia-Yulania* clade (groups 12 and 13 of this study). Sect. *Rytidospermum* is characterized by grooved seed coats. In molecular phylogenetic studies, the two sections form a rather poorly to moderately well supported monophyletic group (Azuma et al., 1998; Kim et al., 1998, 1999). The sister-group relationships are unresolved, bur morphology and stomatography suggest group 7 might be associated with the members of the preceding three groups and accorded generic rank.

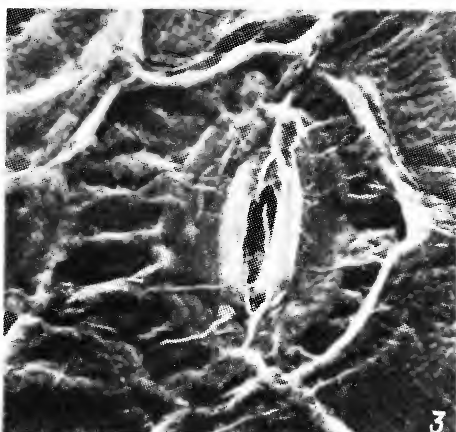
Group 8 (= *Manglietia* Bl. incl. *Sinomanglietia* Z. Yu).

Species studied: *Manglietia calophylla* Dandy, *M. caveana* Hook. f. et Thoms., *M. conifera* Dandy, *M. fordiana* Oliv., *M. forrestii* W. W. Sm. ex Dandy, *M. glauca* Bl., *M. hainanensis* Dandy, *M. hookeri* Cubitt et Sm., *M. insignis* (Wall.) Bl., *M. moto* Dandy, *M. utilis* Dandy; *Sinomanglietia glauca* Z. Yu (= *Manglietia decidua* Q. Y. Zeng).

Cuticular membrane moderately to rarely appreciably thick; cells of upper epidermis irregular or polygonal, with straight or sometimes curved or rarely sinuous walls; veins usually evident, 2—4 cells wide, sometimes absent; cells of lower epidermis irregular, rarely papillose, with sinuous or very sinuous or sometimes curved walls; veins absent or rather weakly to distinctly evident, 3—4(—6) cells wide; stomata mostly solitary with infrequent pairs, sometimes in groups of 2—4 or rarely in chains of 3—5, 1.1—1.6 times as long as wide; subsidiary cells sometimes partly hidden by the guard cells, walls curved; epidermal cell walls of guard cells apparent or indistinct, poral evident or more often indistinct; stomatal rim elliptic or oblong, attenuate towards the poles, thin to thickened;









Manglietia decidua (group 8), leaf lower epidermis (SEM).

1 — gland, external view, ×1720; *2* — epidermal cells with papillae, internal view, ×1440; *3* — stoma, internal view, ×2400; *4* — stoma, external view, ×6000.

poles rounded or slightly emarginate, sometimes with T-pieces or the vertical or horizontal parts thereof; bases of glandular hairs and glands usually present on lower epidermis, inserted between the epidermal cells and appearing as a pore in the cuticular membrane when the hair or gland is lost; subepidermal layer present under upper and lower epidermis, that below the upper well-differentiated and formed of large cells with thickened very sinuous or rarely straight walls, in *M. utilis* and *M. decidua* absent. (Pl. III, *1, 2*; see fiqure, *1—4*).

The unique stomagrafical features of *Manglietia* — the peculiar subepidermal layer beneath the upper epidermis and the characteristic glandular hairs and gland cells with their bases situated between the ordinary epidermal cells, otherwise unknown in *Magnoliaceae* — have already been emphasized (Баранова, 1969; Baranova, 1972). Other characteristic leaf-anatomical features, by which sterile specimens of the genus can always be recognized, have also been pointed out (Nooteboom, 1985). In molecular studies, the species of *Manglietia* examined form a robustly monophyletic group either sister to *Magnolia* s. str. (i. e., sects *Magnolia* and *Theorhodon* s. str.) (Ueda et al., 1998) or with an unresolved relationship to the majority of the *Magnolioideae* clades (Shi et al., 1998; Kim et al., 1998, 1999). Also characteristic of members of the genus is a flush-type leaf-emergent pattern producing false whorls of leaves at the ends of the branches (pers. obs.). Overall, the species of *Manglietia* have a distinctive facies which, together with their stomatographical peculiarities, makes their recognition as constituting a distinct genus (possibly in its own subtribe, *Manglietiinae* Law) not only possible but desirable. *M. utilis* and *M. decidua* differ from the other species studied and resemble each other in their small stomata, rather weakly developed stomatal rim and the absence of the subepidermal layer.

The genus *Paramanglietia* Hu et Cheng has not been studied, but it is likely also to belong here and may even prove not to be generically distinct from *Manglietia*.

Group 9 (= *Aromadendron* Bl. sensu stricto; *Magnolia* L. sect. *Gwillimia* DC. et sect. *Lirianthe* (Spach) Dandy; *Talauma* Juss. sect. *Blumiana* Bl.).

Species studied: *Aromadendron elegans* Bl. var. *elegans*, *A. elegans* var. *glaucum* (Korth.) Dandly, *Magnolia championii* Benth., *M. coco* (Lour.) DC., *M. craibiana* Dandy, *M. delavayi* Franch., *M. henryi* Dunn, *M. paenetalauma* Dandy (sect. *Gwillimia*); *M. pterocarpa* Roxb. (sect. *Lirianthe*); *Talauma andamanica* King, *T. angatensis* F. Vill., *T. beccarii* Ridl., *T. candollei* Bl., *T. celebica* Koord., *T. forbesii* King, *T. gigantifolia* Miq., *T. gitingensis* Elmer, *T. hodgsonii* Hook. f. et Thoms., *T. obovata* Korth., *T. oreadum* Diels, *T. persuaveolens* (Dandy) Dandy, *T. rabaniana* Hook. f. et Thoms., *T. rubra* Miq., *T. singapurensis* Ridl., *T. villosa* Miq.

Cuticular membrane of moderate thickness, rarely thin and fragile; cells of upper epidermis irregular, with sinuous to very sinuous or rarely curved walls; veins usually absent, rarely apparent and then usually indistinct, 2—3 cells wide; cells of lower epidermis irregular, very rarely papillose, with sinuous to very sinuous or rarely curved walls; veins usually apparent, often well-developed, 2—4(—6—9) cells wide, sometimes absent; stomata usually solitary, less often paired or rarely in groups of 3—4(—6), 0.8—1.4 times as long as wide; subsidiary cells a little below the guard cells, walls curved or sinuous and more or less thickened; epidermal cell walls of guard cells usually indistinct or thin, rarely apparent and cutinized, poral indistinct or evident; stomatal rim elliptic, oblong, oval or circular, thick to massive, often interrupted at the poles and in places laterally; poles rounded, slightly emarginate, truncate or slightly acuminate, sometimes with T-pieces or rarely the horizontal part thereof; peristomatal rim very prominent; hair bases usually present on lower and upper epidermis, of 2—7(—15) cells; subepidermal layer present under upper epidermis, of large, polygonal or irregular cells with strongly curved or sinuous to very sinuous walls. (Pl. III, *3—6*).

Aromadendron proves to be stomatographically heterogenous but the type species, *A. elegans* Bl. s. str., is extraordinarily similar to certain Asiatic species of *Talauma* (i. e., sect. *Blumiana*), especially *T. oreadum*, *T. rubra* and *T. celebica*, while in their turn, some of the Asiatic species of this section of *Talauma*, especially *T. hodgsonii* and *T. andamanica*, are very close to the species of *Magnolia* sect. *Gwillimia*. As already noted, the American species of *Talauma* (i. e., sect. *Talauma*) are similar to the species of *Magnolia* sect.

Theorhodon, and there is no doubt that *Talauma* as hitherto generally accepted is a polyphyletic concept that must be abandoned. The sole member of *Magnolia* sect. *Lirianthe, M. pterocarpa*, is also very similar to the members of *Magnolia* sect. *Gwillimia*. The close similarity of the representatives of all these Old World tropical taxa suggests that they should all be included in a single taxon, for which generic rank seems appropriate and *Aromadendron* Bl. the oldest name. In molecular phylogenetic studies, members of this taxon always constitute a robustly monophyletic group (Shi et al., 1998; Azuma et al., 1998, 1999; Kim et al., 1998, 1999; Ueda et al., 1998). Its relationships are unresolved in such studies, but there is some stomatographical resemblance to the members of the following two groups.

The following four groups are characterized by specialization of the chalazal region of the endotesta, with a fissured, hollowed or elevated heteropyle (Xu, Wu, 1998a, b) and may represent a monophyletic group; there is some molecular support for this hypothesis (Kim et al., 1999; Jin et al., 1999) and they might prove to constitute a distinct taxon recognizable at subtribal rank (subtr. *Micheliinae* Law s. l., syn. *Alcimandrinae* Law and *Elmerrilliinae* Law).

Group 10 (= *Pachylarnax* Dandy; *Manglietiastrum* Law).

Species studied: *Manglietiastrum sinicum* Law; *Pachylarnax praecalva* Dandy.

Cuticular membrane of moderate thickness; cells of upper epidermis irregular, with curved to very sinuous walls; veins absent; cells of lower epidermis irregular, with curved or sinuous unthickened or slightly thickened walls; veins absent; stomata solitary or rarely in groups of 2—3, 1.0—1.3 times as long as wide; subsidiary cells level with the guard cells, much exceeding them and surrounding them completely; epidermal cell walls of guard cells thin to evident, poral indistinct; stomatal rim elliptic to oblong, thin to thickened, poles slightly emarginate or rounded; peristomatal rim prominent. (Pl. IV, *1*).

The genera *Pachylarnax* Dandy and *Manglietiastrum* Law constitute a stomatographically very distinct group in the subfamily *Magnolioideae*. The subsidiary cells mostly greatly exceed the guard cells, so that the stomata are predominantly paracytic in the strict sense, rather than brachyparacytic as in most of the *Magnoliaceae*. This feature gives preparations of the lower epidermis a very distinctive facies by which they are immediately recognizable. *Manglietiastrum* also shows some similarity to *Parakmeria kachirachirai* (Kaneh. et Yaman.) Law of the following group. In studies of the chalazal region of the endotesta (Xu, Wu, 1998a), *Manglietiastrum* was found to exhibit a tube type within a concave rounded depression reminiscent of the structure found in members of the following group, while in some gene sequence studies (Kim et al., 1998, 1999), *Pachylarnax*, *Manglietiastrum* and *Parakmeria* of the following group form a strongly-supported clade. Stomatographical, carpological and molecular data thus all support the close relationship of *Manglietiastrum* and *Pachylarnax* postulated by Liu [Law], but not their close alliance with *Manglietia* postulated by the same author (Liu, 1998).

Group 11 (= *Parakmeria* Hu et Cheng syn. *Micheliopsis* H. Keng, *Magnolia* L. sect. *Gynopodium* Dandy; *Kmeria* (Pierre) Dandy syn. *Woonyoungia* Law).

Species studied: *Kmeria duperreana* (Pierre) Dandy, *K. septentrionalis* Dandy; *Parakmeria kachirachirai* (Kaneh. et Yaman.) Law, *P. lotungensis* (Chun et Tsoong) Law, *P. nitida* (W. W. Sm.) Law, *P. omiensis* Hu et Cheng, *P. yunnanensis* Hu.

Cuticular membrane of moderate to appreciable thickness; cells of upper epidermis irregular, with sinuous thickened walls; veins absent (in *Parakmeria*) or present, 4 cells wide (in *Kmeria*); cells of lower epidermis irregular, with sinuous, very sinuous or rarely curved to sinuous, somewhat thickened walls; veins absent (in *Parakmeria*) or present, 4—5 cells wide (in *Kmeria*); stomata solitary or in groups of 2—3, broadly elliptic to subcircular, 1.0—1.4 times as long as wide; subsidiary cells level with or partly below the guard cells, with more or less curved walls; epidermal cell walls of guard cells inconspicuous to apparent, in *Parakmeria* sometimes cutinized, poral usually indistinct;

stomatal rim very massive, uninterrupted, oblong, elliptic or broadly elliptic, rarely (in *P. kachirachirai*) elliptic to circular and not strongly developed, stomatal poles slightly emarginate to rounded; T-pieces or the vertical part thereof sometimes present; peristomatal rim prominent (in *Parakmeria*); subepidemal layer observed beneath the lower epidermis in *P. lotungensis*. (Pl. IV, *2, 3*).

This group of species is (except for *P. kachirachirai*) very similar stomatographically to the *Aromadendron* sensu stricto group (group 9), especially to species of *Magnolia* sect. *Gwillimia* and *Talauma* sect. *Blumiana*, but differs in that the often massive stomatal rim is not interrupted. *Parakmeria* differs from *Kmeria* in the absence of veins on the upper and lower epidermis. *Parakmeria kachirachirai* differs from the other species of *Parakmeria* in its much less well developed stomatal rim and more prominent peristomatal rim; it merits recognition as forming a distinct section, *Micheliopsis* H. Keng (pro gen.) (Baranova et al., 1998). Study of the morphology of the chalazal region of the endotesta (Xu, Wu, 1998a) shows that in the shape of the depression, the heteropyle of *Parakmeria* resembles that of *Kmeria* (*Woonyoungia*) *septentrionalis*, and a molecular (cpDNA) study (Shi et al., 1998) suggests that *Kmeria* (*Woonyoungia*) and *Parakmeria* form a monophyletic group, representatives of which in other molecular studies (Azuma et al., 1998; Kim et al., 1998; Shi et al., 1998) appear usually as a sister-group to the *Michelia-Yulania* clade (groups 12 and 13 of this study). However, in other molecular studies, the position of *Kmeria* is equivocal; in one, *K. duperreana* appears as sister to *Magnolia fraseri* (Kim et al., 1998), but the branches are long and this may represent a chance association; in another study (Kim et al., 1999) *Kmeria duperreana* and *K. septentrionalis* form a strongly-supported monophyletic group with unresolved sister-group relationships. A MATK gene study (Jin et al., 1999) shows very low sequence divergences in *Kmeria, Parakmeria* and *Manglietiastrum* (0.4—0.9 %), indicating strong and close relationships between the species of the genera concerned. Overall, the molecular evidence supports the stomatographical in suggesting that *Kmeria* and *Parakmeria* are closely related but merit retention as distinct genera. On the other hand, *Woonyoungia* is stomatographically and molecularly so close to *Kmeria* as to merit no more than sectional rank within the latter genus.

The following two groups are characterized by proleptic branch initiation and prolific, often precocious flowering (Figlar, 1998). One, *Michelia* L. sensu lato, is evergreen and more tropical, the other, *Yulania* Spach, deciduous and more temperate; both are confined to the Old World (east and south-east Asia).

Group 12 (= *Michelia* L., incl. sect. *Anisochlamys* Dandy, sect. *Dichlamys* Dandy et sect. *Micheliopsis* (Baill.) Dandy; *Alcimandra* Dandy; *Paramichelia* H. H. Hu; *Elmerrillia* Dandy incl. sect. *Pseudoaromadendron* Dandy; *Tsoongiodendron* W. Y. Chun).

Species studied: *Alcimandra cathcartii* (Hook f. et Thoms.) Dandy, *Elmerrillia celebica* (Koord.) Dandy, *E. mollis* Dandy, *E. ovalis* (Miq.) Dandy, *E. papuana* (Schlecht.) Dandy, *E. pubescens* (Merr.) Dandy, *Michelia* × *alba* DC. (= *M. champaca* L. × *M. montana* Bl.), *M. balansae* (DC.) Dandy, *M. champaca* L., *M. compressa* (Maxim.) Sarg., *M. doltsopa* Buch.-Ham. ex DC., *M. figo* (Lour.) Spreng, *M. floribunda* Finet et Gagnep., *M. foveolata* Merr. ex Dandy, *M. kisopa* Buch.-Ham. ex DC., *M. mannii* King, *M. martinii* (Lev.) Finet et Gagnep. ex Lev., *M. maudiae* Dunn, *M. mediocris* Dandy, *M. montana* Bl., *M. nilagirica* Zenk. var. *nilagirica*, *M. nilagirica* var. *walkeri* (Wight) Hook. f. et Thoms., *M. oblonga* Wall. ex Hook. f. et Thoms., *M. philippinensis* (P. Parment.) Dandy, *M. platypetala* Hand.-Mazz., *M. pubinervia* Bl., *M. punduana* Hook f. et Thoms., *M. scortechinii* (King) Dandy, *M. sumatrana* Dandy, *M. velutana* DC., *M. yunnanensis* Franch. ex Finet et Gagnep., *Paramichelia baillonii* (Pierre) Hu, *Tsoongiodendron odorum* W. W. Chun.

Cuticular membrane of medium thickness, less often thin and fragile; cells of upper epidermis irregular or polygonal, sometimes isodiametric, walls straight, curved, sinuous or very sinuous; veins absent or present and weakly to well expressed, 2—7 cells wide; cells of lower epidermis irregular, rarely polygonal, sometimes papillose, walls straight to curved or sinuous; veins usually well-developed, 2—8 cells wide, less often absent; stomata solitary and in small groups of 2—4, rarely also or predominantly in larger groups of 4—8, 1.1—1.7 times as long as wide; subsidiary cells level with or somewhat below the guard cells, walls curved or rarely sinuous; epidermal cell walls of guard cells thin

and indistinct or less often distinct, poral distinct or indistinct; outer walls of guard cells sometimes covered with a thick layer of cuticle; stomatal rim rarely thick, usually thin, sometimes not developed or represented by lateral arcs, elliptic and sometimes elongated or less often oblong; poles rounded or slightly emarginate, rarely truncate, sometimes with the horizontal part of or rarely entire T-pieces; peristomatal rim sometimes prominent; hair bases usually present on both upper and lower epidermis, rarely only on lower or absent, of 1—5, less often of 6—14-numerous cells; subepidermal layer often present under upper epidermis. (Pl. V, *1—6*).

Stomatographical characters give little support to the currently commonly accepted generic and infrageneric concepts within this group. Unfortunately, neither does any clear pattern emerge to replace them. Molecular study results are also at variance with both previous morphologically-based concepts and with one another (Shi et al., 1998; Zeng et al., 1998; Kim et al., 1999; Su et al., 1999; Jin et al., 1999); the very low sequence divergence values reported in the last study (0.4—0.9 %) in the *Michelia-Tsoongiodendron-Paramichelia-Alcimandra* group emphasize the very close relationships among the species concerned and thus the difficulty of establishing sister-group relationships and a robust taxonomic structure. Strongly-developed autapomorphies have in the past been made the basis of generic concepts (e. g., *Paramichelia, Tsoongiodendron*) and *Elmerrillia* has been distinguished on the basis of its non-stipitate gynoecium (which feature may be a plesiomorphy or an apomorphic reversal), but such generic concepts are clearly no longer tenable, and all should be included in a broadly-circumscribed *Michelia*. The molecular studies also suggest that such a *Michelia* sensu lato may represent a monophyletic group, related and perhaps sister to the following group (*Yulania* Spach), which also emerges as monophyletic. Other common features, e. g., ease of hybridization between spesies of the two genera and the usually latrorse or sublatrorse dehiscence of the anthers (Figlar, 1998) support the closeness of their relationship.

Group 13 (= *Yulania* Spach syn. *Magnolia* L. subgen. *Yulania* (Spach) Reichenb. incl. *Magnolia* L. sect. *Yulania* (Spach) Dandy, sect. *Buergeria* (Sieb. et Zucc.) Dandy et sect. *Tulipastrum* (Spach) Dandy).

Species studied: *Magnolia biondii* Pamp., *M. kobus* DC., *M. salicifolia* (Sieb. et Zucc.) Maxim., *M. stellata* (Sieb. et Zucc.) Maxim. (sect. *Buergeria*); *M. acuminata* L., *M. liliiflora* Desr. (sect. *Tulipasrtum*); *M. campbellii* Hook. f. et Thoms., *M. denudata* Desr., *M. sprengeri* Pamp. (sect. *Yulania*); *M.* × *soulangeana* Soul.-Bod. (intersectional hybrid, *M. denudata* Desr. × *M. liliiflora* Desr.).

Cuticular membrane thin, rarely of moderate thickness; cells of upper epidermis irregular, with curved or sinuous walls; veins rarely absent, usually present, 2—3 cells wide; cells of lower epidermis irregular, very rarely papillose, with curved or sinuous walls; veins rarely absent, usually well-expressed, 2—5(—7) cells wide; stomata solitary and in groups of 2—4 or less often mostly in groups of 4—12—many or in chains of 14—15, 1.1—1.7 times as long as wide; epidermal cell walls of guard cells thin or indistinct, poral distinct or indistinct; stomatal rim usually thin, elliptic, rarely oblong, rarely slightly thickened, rarely weakly developed or undeveloped; poles rounded or slightly emarginate; T-pieces usually absent; hair bases usually present on lower and sometimes also on upper epidermis, of (1—)2—4 cells. (Pl. IV, *4*).

Within *Yulania*, sect. *Yulania* and *Magnolia liliiflora* of sect. *Tulipastrum* are characterized by large stomata that are solitary or solitary and also in small groups of 2—5. The species of sect. *Buergeria* have smaller stomata arranged mostly in groups or chains of 4 — many. Sect. *Tulipastrum* sensu stricto (*M. acuminata*) combines an intermediate stomatal size with mostly solitary or paired stomata. These differences may assist in the redelimitation of sections within *Yulania*, which molecular studies (Qiu et al., 1993; Azuma et al., 1998; Kim et al., 1998, 1999) have shown not to be monophyletic as at present circumscribed.

Group 14 (= *Magnolia* L. sect. *Maingola* Dandy; *Aromadendron* Bl. pro parte, excl. typ.).

Species studied: *Aromadendron nutans* Dandy, *Magnolia aequinoctialis* Dandy, *M. annamensis* Dandy, *M. griffithii* Hook f. et Thoms., *M. gustavii* King, *M. macklotii* (Korth.) Dandy, *M. maingayi* King, *M. pealiana* King.

Cuticular membrane thin to appreciably thickened; cells of upper epudermis irregular or polygonal, with straight to curved walls; veins usually evident, 2—7 cells wide; cells of lower epidermis irregular, sometimes papillose, with straight to curved or sometimes slightly sinuous walls; veins apparent, often well-developed, 2—9 cells wide; stomata situated in the alveoles of the veins, solitary or in groups of 2—7 or rarely chains of 2—5, 1.0—1.5 times as long as wide; subsidiary cells level with or a little below the guard cells, walls curved or almost straight; epidermal cell walls of guard cells indistinct to usually apparent and sometimes cutinized, poral evident or indistinct; stomatal rim thickened, usually elliptic or oval, rarely circular or elongated; poles rounded or slightly emarginate, sometimes with T-pieces; peristomatal rim prominent; hair bases usually present on lower epidermis, of (2—)4—10—many cells, diverse in form and structure; subepidermal layer present under upper epidermis, of large cells with straight to sinuous thickened walls. (Pl. IV, *5, 6*).

Stomatographically, the members of this group are characterized by some thickening of the walls of the epidermal and subsidiary cells and a moderately strong development of the stomatal rim (though both to a lesser extent than in members of group 9), by the straight or slightly curved, sometimes cutinized epidermal cell walls of the guard cells and by a great variety of hair base types, from a type intermediate with that unique to *Manglietia* (in *Magnolia maingayi*) to very complex (in *Magnolia annamensis*), similar to the type found in most species of *Elmerrillia* of group 12. *Aromadendron nutans* is especially similar to *Magnolia pealiana*. The only member of this group studied molecularly (Kim et al., 1999) is *M. pealiana*, which is nested within the *Michelia* s. l. clade (our group 12). While it is clear that sect. *Maingola* must be removed from *Magnolia*, its position as yet must be considered uncertain. Should further studies prove the group to be homogenous, it might then be transferred to *Michelia*. It may be of significance that in the morphological cladistic study (Li, 1997), *Maingola* emerges as sister to *Alcimandra* of the *Michelia* group.

Conclusions

Molecular studies characteristically show very low nucleotide substitutions in *Magnoliaceae*, especially in subfam. *Magnolioideae* (Kim et al., 1999) and in the subfamily, poorly-resolved sister-group relationships. These findings witness to a short period of very rapid evolution in the early stages of diversification of the subfamily, followed by a long period of stasis. This is in accordance with the stomatographical evidence. The Miocene *Magnolia latahensis* is stomatographically identical to the extant *M. grandiflora* (Baranova, Figlar, 1998), a striking testimony to the power of stabilizing selection acting over a period of about 15 million years. Stomatographical features are thus sufficiently stable, as well as a sufficiently diverse (as shown in the present paper) to be of value, both as taxonomic characters and as valuable aids in the identification of living and especially fossil leaf material. A key based on stomatographical features to the genera and sections as then accepted (Dandy, 1964) has been provided (Баранова, 1971).

The outlines of a revised generic structure for the family are now fairly clear and may be summarized as follows.

1. The species of group 1 should continue to be recognized as constituting a distinct genus (*Liriodendron*).

2. The species of group 2 should be removed from *Magnolia* and treated as either a distinct new genus allied to *Dugandiodendron* or, if such a course would render *Dugandiodendron* paraphyletic, as a section (sect. *Splendentes*) within the latter genus.

3. The species of group 3 should be maintained as constituting a distinct genus (*Dugandiodendron*).
4. The species of group 4 should be removed from *Magnolia* and recognized as constituting a distinct new genus.
5. The species of group 5 should be maintained as constituting a distinct genus, to which alone the name *Magnolia* should be applied, with sections *Magnolia* (incl. *Theorhodon*) and *Talauma* (for the New World species at present referred to the genus *Talauma*).
6. The species of group 6 should be treated as constituting either a distinct new genus or a distinct new section of *Magnolia* s. str.
7. The species of group 7 (*Magnolia* sections *Oyama* and *Rytidospermum* s. str). should be removed from *Magnolia* and recognized as constituting a distinct genus.
8. The species of group 8 should continue to be recognized as constituting a very distinct genus (*Manglietia*).
9. The species of group 9 should be removed from *Magnolia* and *Talauma* and transferred to *Aromadendron* s. str., to be maintained as a distinct genus, possibly with sections *Aromadendron, Gwillimia, Lirianthe* and *Blumiana.*
10. The genera *Pachylarnax* and *Manglietiastrum*, which constitite group 10, are very closely related; they could be maintained as distinct genera or *Manglietiastrum* could be reduced to a subgenus of *Pachylarnax.*
11. In group 11, *Magnolia* sect. *Gynopodium* should be recognized at generic rank as *Parakmeria* with sections *Parakmeria* and *Micheliopsis* (H. Keng pro gen.) and *Kmeria* should continue to be recognized as a distinct genus with *Woonyoungia* reduced to a section within it.
12. The species of group 12 should all be referred to a broadly-circumscribed *Michelia* (including *Alcimandra, Elmerrillia, Paramichelia* and *Tsoongiodendron*), the infrageneric structure of which still requires elucidation.
13. The species of group 13, which constitute *Magnolia* subgen. *Yulania*, should be removed from *Magnolia* and recognized as constituting a distinct genus, *Yulania*, the sectional structure of which still requires clarification.
14. The species of group 14 (*Magnolia* sect. *Maingola* and *Aromadendron* pro parte) should be removed from *Magnolia*; the affinities of this taxon require further elucidation but if it proves to be homogenous it might eventually be transferred to *Michelia.*
15. Although the division of the *Magnoliaceae* into subfamilies *Liriodendroideae* and *Magnolioideae* appears to be well-founded, the classification within the latter subfamily in the suprageneric ranks is still very problematical. The following suggestions are no more than tentative working hypotheses. Two tribes might be recognized, consisting respectively of the members of groups 2—3 and 4—14 and within the latter, 3 subtribes, corresponding to groups 4—7, 8 and 9—14.

The authors have deliberately refrained from making formal taxonomic proposals in this paper. To do so would be premature. The more traditional morphological, anatomical and developmental characters that have hitherto been the basis of the taxonomy of the family need to be re-examined (and their homologies established) and integrated with the data presented and discussed in this paper (preferably with the help of a combined cladistic analysis) before such taxonomic changes be implemented.

The authors express their gratitude to Armen L. Takhtajan for suggesting the project on which this paper is based, to Tatiana F. Abramova, Lyudmila A. Kartseva and Galina I. Petrova for indispensable technical assistance, to Sergei G. Zhilin for kindly providing computer facilities and to Richard B. Figlar for help in obtaining material and literature and especially for his constant enthusiastic interest and encouragement. The authors are grateful to Academia Sinica, P. R. China, for a grant in support of a study visit to Guangzhou in May 1998.

LITERATURE CITED

Баранова М. А. Строение устьиц и эпидермальных клеток у магнолий в связи с систематикой рода *Magnolia* L. // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 8. С. 1108—1115.

Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование рода *Manglietia* Bl. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 12. С. 1952—1964.

Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование *Magnoliaceae* и близких семейств: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 253 с.

Баранова М. А. К вопросу о самостоятельности рода *Dugandiodendron* (*Magnoliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 816—818.

Azuma H., Toyota M., Asakawa Y. et al., Chemical divergence in floral scents of *Magnolia* and allied genera (*Magnoliaceae*) // Plant Species Biol. 1997. Vol. 12. P. 69—83.

Azuma H., Thien L. B., Kawano S. Trends of floral scent chemistry of *Magnolia*: insights from molecular phylogenetic tree based on MATK sequences // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstracts. Guangzhou, 1998. P. 43.

Azuma H., Garcia-Franco J. G., Rico-Gray V. et al. Molecular phylogeny of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) inferred from chloroplast DNA sequences // XVI Int. Bot. Congr. abstr. St. Louis, 1999. P. 410.

Baranova M. A. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families // Taxon. 1972. Vol. 21. N 4. P. 447—469.

Baranova M. A., Figlar R. B. Leaf cuticular features of (fossil) Miocene *Magnolia latahensis* show affinity to extant *Magnolia grandiflora* // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Guangzhou, 1998. P. 12.

Baranova M. A., Jeffrey C., Wu Q.-G., Liao J.-P. Leaf epidermis features of the *Magnoliaceae* and their systematic significance, with special reference to the genera *Parakmeria, Manglietiastrum* and *Woonyoungia* (preliminary report) // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Suppl. Guangzhou, 1998. P. 1—2.

Canright J. E. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. III. Carpels // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. P. 145—155.

Chen B. L., Nooteboom H. P. Notes on *Magnoliaceae* III: the *Magnoliaceae* of China // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 4. P. 499—1104.

Dandy J. E. Magnoliaceae // J. Hutchinson. The genera of flowering plants. Oxford, 1964. Vol. 1. P. 50—57.

Figlar R. B. Proleptic branch initiation in *Michelia* and *Magnolia* subgenus *Yulania* provides basis for combinations in subfamily *Magnolioideae* // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Guangzhou, 1998. P. 10.

Howard R. A. The morphology and systematics of the West Indian *Magnoliaceae* // Bull. Torr. Bot. Cl. 1948. Vol. 75. P. 335—357.

Jin H., Shi S.-H., Pan H.-C., Huang Y.-L. Phylogeny of *Magnoliaceae* inferred from MATK gene // XVI Int. Bot. Congr. abstr. St. Louis, 1999. P. 411.

Johnson M. A. Relationship in the *Magnoliaceae* as determined by the precipitin reaction // Bull. Torr. Bot. Cl. 1953. Vol. 80. N 4. P. 349—350.

Johnson M. A., Fairbrothers D. E. Comparison and interpretation of serological data in the *Magnoliaceae* // Bot. Gaz. 1965. Vol. 126. N 4. P. 260—269.

Kim S. T., Park C.-W., Suh Y. B. Molecular phylogeny of *Magnolia* and related genera based on ITS sequences // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Guangzhou, 1998. P. 40.

Kim S. T., Park C.-W., Suh Y. B. Phylogeny of *Magnoliaceae* based on NDHF sequences // XVI Int. Bot. Congr. abstr. St. Louis. 1999. P. 410.

Law Y.-W. A preliminary study of the taxonomy of the family *Magnoliaceae* // Acta Phytotax. Sin. 1984. Vol. 22. N 2. P. 89—199.

Law Y.-W. Magnoliaceae // Flora Reipublicae Popularis Sinicae / Ed. by Y.-W. Law. Beijing, 1996. Vol. 30. N 1. 305 p.

Li J. A cladistic analysis of *Magnoliaceae* // Acta Bot. Yunnan. 1997. Vol. 19. N 4. P. 342—356.

Liu Y.-H. [*Law Y.-W.*] Studies on the phylogeny of the *Magnoliaceae* // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Guangzhou, 1998. P. 7—9.

Lozano-Contreras G. Dugandiodendron y *Talauma*(*Magnoliaceae*) en el neotropica // Academia de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales // Coleccion Jorge Alvarez Lleras. 1994. N 3. P. 1—147.

Nooteboom H. P. Notes on *Magnoliaceae* // Blumea. 1985. Vol. 31. N 1. P. 65—121.

Nooteboom H. P. An updated classification of *Magnoliaceae* // Magnolia (Journ. *Magnolia* Soc.). 1987. Issue 43. (Vol. 23. N 1). P. 1—8.

Qiu Y.-L., Chase M. W., Parks C. R. A phylogenetic study of temperate *Magnolia* species (*Magnoliaceae*) using cpDNA restriction site variation // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. N 6. Suppl. P. 173.

Qiu Y.-L., Chase M. W., Parks C. R. A chloroplast DNA phylogenetic study of the eastern Asia — eastern North America disjunct section *Rytidospermum* of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) // Amer. J. Bot. 1995a. Vol. 82. P. 1582—1585.

Qiu Y.-L., Parks C. R. Disparity of allozyme variation in three *Magnolia* (*Magnoliaceae*) species from the southeastern United States // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. P. 1300—1308.

Qiu Y.-L., Parks C. R., Chase M. W. Molecular divergence in the eastern Asia — eastern North America disjunct section *Rytidospermum* of *Magnolia* (*Magnoliaceae*) // Amer. J. Bot. 1995b. Vol. 82. P. 1589—1598.

Schnetter M. L., Lozano-Contreras G. Conribucion al conocimiento de la estructura foliar de las especias de Magnoliaceas colombianas // Caldasia. 1985. Vol. 14. N 67. P. 193—206.

Shi S.-H., Jin H., Pan H.-C. et al. Phylogeny of *Magnoliaceae* inferred from the sequences of MATK gene of chloroplast DNA // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Guangzhou, 1998. P. 42.

Su Y.-Q., Wang T., Zhu J. M. RAPD analysis in subtribe *Micheliinae* // XVI Int. Bot. Congr. abstr. St. Louis, 1999. P. 410.

Tucker S. C. The terminal idioblasts in magnoliaceous leaves // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51. P. 1051—1062.

Ueda K., Yamashita J., Tamura M. N. Molecular phylogeny of the *Magnoliaceae* // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Guangzhou, 1998. P. 39.

Vazquez G. J. A. Magnolia (*Magnoliaceae*) in Mexico and Central America: a synopsis // Brittonia. 1994. Vol. 46. N 1. P. 1—23.

Xu F.-G., Wu Q.-G. Morphology of the chalazal region in endotesta of seeds in the genera *Magnolia*, *Parakmeria* and *Kmeria* // Int. Symp. fam. *Magnoliaceae* Guangzhou program & abstr. Guangzhou, 1998a. P. 23.

Xu F.-G., Wu Q.-G. Morphology of chalazal region in endotesta of seeds in 10 genera of *Magnoliaceae* // Ibid. 1998b. P. 24.

Zeng Q.-W., Wang T., Zhu J.-M. et al. Preliminary report of RAPD analysis in subtrib. *Micheliinae* Law // Ibid. 1998. P. 46.

Komarov Botanical Institute
RAS
St. Petersburg, Russia

Received 9 II 2000

РЕЗЮМЕ

Изучены признаки эпидермы 124 видов сем. *Magnoliaceae*. Обнаружено, что разнообразие и стабильность стоматографических признаков позволяют использовать их как для систематики семейства, так и для определения современных и ископаемых листьев и листовых остатков. Установлены и описаны 14 стоматографических групп. Выделение этих групп в значительной степени находится в соответствии с результатами современных исследований в карпологии, морфологии ветвления, химии цветочных ароматов и молекулярной систематике. На основании полученных данных могут быть сделаны следующие выводы.

1. Подтверждается статус *Liriodendron* L. как самостоятельного рода.
2. Секцию *Splendentes* A. Vazquez рода *Magnolia* L. (вместе с некоторыми видами рода *Dugandiodendron* Lozano) следует рассматривать в качестве или самостоятельного рода, или секции рода *Dugandiodendron* Lozano.
3. Поддерживается выделение рода *Dugandiodendron* Lozano sensu stricto.
4. *Magnolia macrophylla* Michx и *M. dealbata* Zucc. должны быть выделены в самостоятельный род.
5. Секции *Magnolia* и *Theorhodon* Spach рода *Magnolia* L. и секцию *Talauma* рода *Talauma* Juss. следует объединить в один род, правильным названием которого является *Magnolia* L., и применение названия *Magnolia* L. должно быть ограничено только этим таксоном.
6. *Magnolia fraseri* Walt. и *M. pyramidata* Pursh заслуживают ранга нового рода или отдельной новой секции в роде *Magnolia* L. sensu stricto.
7. Секции *Oyama* Nakai и *Rytidospermum* Spach sensu stricto рода *Magnolia* L. должны быть выделены в самостоятельный род.

8. Подтверждается, вне сомнения, самостоятельность рода *Manglietia* Bl., в который следует включить и род *Sinomanglietia* Z. Yu.

9. Секции *Gwillimia* DC. и *Lirianthe* (Spach) Dandy рода *Magnolia* L., а также секцию *Blumiana* Bl. рода *Talauma* Juss. и род *Aromadendron* Bl. sensu stricto следует объединить в один род, правильным названием которого является *Aromadendron* Bl.

10. Роды *Pachylarnax* Dandy и *Manglietiastrum* Law, очень близкие друг к другу, можно или рассматривать как два самостоятельных рода, или считать *Manglietiastrum* подродом *Pachylarnax*.

11. Роды *Parakmeria* Hu et Cheng (syn. *Magnolia* L. sect. *Gynopodium* Dandy) и *Kmeria* (Pierre) Dandy следует рассматривать как отдельные роды, причем к роду *Parakmeria* должен быть отнесен род *Micheliopsis* H. Keng, а к роду *Kmeria* — род *Woonyoungia* Law.

12. Роды *Michelia* L., *Paramichelia* Hu, *Tsoongiodendron* W. Y. Chun, *Elmerrillia* Dandy и *Alcimandra* Dandy следует объединить в один род (= *Michelia* L. sensu lato), внутриродовая систематика которого неясна и требует дальнейшего исследования.

13. Подрод *Yulania* (Spach) Reichenb. рода *Magnolia* L. заслуживает ранга самостоятельного, но очень близкого к роду *Michelia* L. рода (= *Yulania* Spach), систематика которого требует дальнейшего исследования.

14. Секцию *Maingola* Dandy рода *Magnolia* L. (вместе с одним по крайней мере видом рода *Aromadendron* Bl.) следует выделить из рода *Magnolia*; систематическое положение этого таксона является неопределенным и требует дальнейшего исследования. Возможно, его следует отнести к роду *Michelia* L. sensu lato.

15. Подтверждается разделение семейства *Magnoliaceae* на два подсемейства — *Liriodendroideae* (Barkley) Law и *Magnolioideae* Law. Однако систематика подсемейства *Magnolioideae* остается сомнительной; возможно наличие двух триб с группами 2—3 и группами 4—14 и трех подтриб с группами 6—7, группой 8 и группами 9—14.

УДК 581.35

© Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева

ПОЛОВАЯ РЕПРОДУКЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ: ФОРМИРОВАНИЕ ЗИГОТЫ И ТИПЫ КАРИОГАМИИ

T. B. BATYGINA, V. E. VASILYEVA. SEXUAL REPRODUCTION IN FLOWERING PLANTS: ZYGOTE FORMATION AND TYPES OF KARYOGAMY

Дан краткий обзор современных представлений о формировании зиготы и типах кариогамии у цветковых растений. Предложен блок понятий, описывающих 7 главных периодов в развитии яйцеклетки-зиготы с учетом комплекса признаков (характер дифференциации, полярность, степень тотипотентности и др.). Рассмотрены специфические особенности зиготы (изолированность, строение клеточной оболочки, клеточный цикл и др.) и причины, определяющие ее уникальность. Выделен новый, М-тип кариогамии для цветковых. Обсуждаются взаимосвязи между типом оплодотворения, типом кариогамии, стадией развития и периодами клеточного цикла зиготы.

Ключевые слова: оплодотворение, сингамия, кариогамия, зигота.

Конец уходящего тысячелетия (XIX—XX вв.) ознаменовался крупнейшими достижениями в области ботаники, в частности эмбриологии растений. Первое место среди них, бесспорно, занимает открытие «Великого закона природы» — двойного оплодотворения у цветковых растений, сделанное нашим соотечественником С. Г. Навашиным (1898). Изучая процесс оплодотворения у лилейных (*Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*), он впервые показал, что помимо хорошо известного одинарного оплодотворения яйцеклетки в зародышевом мешке совершается второе оплодотворение, участниками которого являются второй спермий (его роль до тех пор была неясна) и центральная клетка с полярными ядрами или ее вторичным ядром. А. Л. Тахтаджян (1978) считал двойное оплодотворение характерной особенностью цветковых.

Классические труды Навашина послужили толчком к развитию исследований половой репродукции растений, двух основных «составляющих» двойного оплодотворения — плазмогамии и кариогамии. В современной литературе рассматривается несколько моделей участия цитоплазмы спермиев в оплодотворении при сингамии и тройном слиянии (Jensen, 1973; Mogensen, 1988; Russell et al., 1990).

Особый интерес процесс оплодотворения (кариогамия, в частности) приобрел в связи с открытием предковой формы двойного оплодотворения у некоторых таксонов пор. *Gnetales* — *Ephedra, Gnetum* (Friedman, 1990, 1991; Carmichael, Friedman, 1995). Возможность ее существования рассматривали и другие авторы (Pearson, 1929; Favre-Duchartre, 1956; Терехин, 1991).

Значительный вклад в познание механизмов слияния ядер при половом процессе внесли электронно-микроскопические исследования in vivo (Jensen, 1964, 1973; Russell, 1983, 1993, 1997a, b; Плющ, 1987, 1992; Mogensen, Rusche, 1985) и in vitro (Kranz, Lörz, 1993, 1996; Matthys-Roshon et al., 1994; Kranz et al., 1995; Kranz, Dresselhaus, 1996). Так, были описаны 3 главные стадии слияния ядер при двойном оплодотворении: 1) наружные мембраны ядерных оболочек тесно соприкасаются или контактируют через эндоплазматический ретикулум и затем сливаются; 2) внутренние мембраны ядерных оболочек сливаются и образуются мостики между ядрами; 3) мостики увеличиваются и могут захватывать некоторое количество цитоплазмы (Jensen,

1973; Faure et al., 1993). Осуществление оплодотворения in vitro изолированных гамет открывает новые перспективы в дальнейшем изучении движения и слияния ядер, формирования клеточной оболочки, становления полярности в зиготе и роли цитоскелета в зиготогенезе, партеногенеза и т. д. (Shivanna, Rangaswamy, 1997).

Накопление новых фактов в области исследования различных аспектов двойного оплодотворения стимулировало появление новых гипотез. Наиболее интересная из них — митотическая гипотеза Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1971а, 1990; Gerassimova-Navashina, 1982), согласно которой процесс двойного оплодотворения у цветковых следует рассматривать с точки зрения общих закономерностей, лежащих в основе клеточного цикла.

Успехи в области молекулярной и клеточной биологии способствовали разработке универсальной модели митотического цикла эукариот (Murray, Kirschner, 1991; Jacobs, 1992, 1995), познанию механизмов, контролирующих эмбриогенез растений (Goldberg et al., 1994). Благодаря использованию эмбриональных мутантов (*Arabidopsis, Hordeum, Zea*) выделен ряд важных генов эмбриогенеза (Clark, Sheridan, 1991; Castle, Meinke, 1993). Идентифицированы некоторые гены, специфичные для неоплодотворенной яйцеклетки и зиготы растений (Dresselhaus et al., 1996).

Изучению взаимосвязей половой репродукции и клеточного цикла у покрытосеменных и голосеменных растений посвящены работы, рассматривающие в той или иной степени структуру гамет и хронологию кариогамии (Friedman, 1991; Faure et al., 1993; Mól et al., 1994; Carmichael, Friedman, 1995; Mogensen, Holm, 1995; Friedman, 1999).

Однако ряд важных вопросов, касающихся особенностей формирования зиготы и типов кариогамии у цветковых, продолжает оставаться предметом дискуссий, а именно: 1) периодизация развития яйцеклетки и зиготы; 2) стадия, на которой формируется будущая ось зародыша (в зрелой яйцеклетке, зиготе или в раннем эмбриогенезе); 3) взаимосвязь генезиса зиготы с клеточным циклом; 4) типы кариогамии; 5) взаимосвязи между периодом клеточного цикла зиготы, типом кариогамии и типом оплодотворения.

Периодизация развития яйцеклетки и зиготы

Периодизация и унифицированная терминология, которые описывали бы все периоды развития яйцеклетки и зиготы, до сих пор не разработаны. Только некоторые из них получили общепринятое обозначение (например, «зрелая яйцеклетка», «молодая» и «зрелая зигота»). Однако ряд важнейших фаз сингамии вследствие их быстротечности (у большинства цветковых растений) ускользает от внимания исследователей. Так, с нашей точки зрения, заслуживает особого внимания один из важнейших ее этапов — заложение фрагмопластов в зародышевом мешке, который определяет характер строения зиготы, кариогамии и цитогенеза. Отсутствие точных критериев фаз в генезисе яйцеклетки и зиготы усложняет сравнительный анализ литературных данных и установление закономерностей их развития. Между тем обе эти клетки все чаще используются в качестве модельных объектов для изучения процесса оплодотворения in vitro, получения эмбриональных мутантов, выявления инициальных клеток зародыша (полового и соматического) in vivo и in vitro, а также при отдаленной гибридизации и т. д. Кроме того, определенная периодичность, свойственная развитию зиготы (как и любой биологической системе), сложность процессов, участвующих в нем (формирование и созревание гамет, плазмогамия, кариогамия и т. д.), подтверждают необходимость уточнения некоторых терминов и введения новых.

Большой фактический материал, накопленный к настоящему времени в эмбриологии растений, послужил основой для разработки периодизации развития зиготы с учетом таких признаков, как характер дифференциации, степень тотипотентности, полярность, симметрия и т. д. (Batygina, Vasilyeva, 1997; Vasilyeva, Batygina, 1998). Предложенная нами система понятий описывает 7 основных стадий формирования

яйцеклетки и зиготы (см. таблицу). Четкая характеристика стадии развития яйцеклетки-зиготы (строение, размеры, уровень ДНК и т. д.) имеет большое значение при определении взаимоотношений между клеточным циклом и процессом оплодотворения. Мы надеемся, что описанные ниже термины будут полезны для исследования и понимания механизмов оплодотворения и в дальнейшем могут быть дополнены новыми данными по ультраструктуре и клеточному циклу.

I — Ядро будущей яйцеклетки — нижнее из микропилярных ядер 8-ядерного зародышевого мешка.

II — Инициаль яйцеклетки — одна из клеток (обычно латеральная) гаметофитной гаплоидной ткани яйцевого аппарата, образовавшейся в результате заложения фрагмопластов. Неполярная, тотипотентная клетка по структуре ядра и цитоплазмы подобна меристематической. Эта стадия *соответствует началу образования 7-клеточного 8-ядерного зародышевого мешка* (в случае Polygonum-типа — развития зародышевого мешка).

III — Незрелая яйцеклетка — охватывает период с момента обособления от остальных клеток яйцевого аппарата до окончания ее формирования; характеризуется становлением полярности (миграция ядра, специфическая вакуолизация), оси, определенного типа симметрии (радиальной, билатеральной, или дорсивентральной), уменьшением тотипотентности; занимает, как правило, латеральное положение по отношению к оси зародышевого мешка. Эта стадия *соответствует сформированному зародышевому мешку, но еще не готовому к оплодотворению*.

IV — Зрелая яйцеклетка — зрелая женская гамета, прошедшая путь от сформированной до способной к оплодотворению. Специализированная, высокодифференцированная, полярная (апикально-базальный характер организации), нетотипотентная клетка; приобретает окончательную форму, специфичную для каждого таксона растений. Эта стадия *соответствует зрелому зародышевому мешку, готовому к оплодотворению*.

V — Инициаль зиготы — включает период с момента вхождения спермия в цитоплазму зрелой яйцеклетки и образования ценоцитной[1] структуры до начала контакта половых ядер (контакт наружных ядерных мембран через ЭР). Специализированная, полярная, нетотипотентная клетка, в которой начинается дедифференциация под воздействием триггера — спермия, характеризуется увеличением объема, движением ядер, определенным типом симметрии, большим количеством органелл. Эта стадия *соответствует зародышевому мешку, прошедшему прогамную и вступившему в следующую фазу оплодотворения* (проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок, плазмогамия).

VI — Незрелая зигота — зигота от начала кариогамии (слияние наружных и внутренних мембран оболочек мужских и женских ядер и образование мостиков между ядрами) до полного слияния ядер. Полярная клетка, характеризующаяся потерей специализации, приобретением тотипотентности, определенным типом симметрии, имеет диплоидное ядро, при этом мужские и женские ядрышки могут быть не слиты.

VII — Зрелая зигота — охватывает период от завершения слияния половых ядер до начала деления. Полярная (апикально-базальная модель организации), тотипотентная клетка, способная к пролиферации, имеет определенный тип симметрии, диплоидное ядро с амплификацией ядрышек. Формирование незрелой зиготы и ее созревание сопровождается дальнейшим преобразованием клеток синергид, антипод, центральной клетки оплодотворенного зародышевого мешка, характер которого таксоноспецифичен.

Длительность прохождения каждой стадии развития яйцеклетки и зиготы различна у разных видов цветковых растений — от нескольких секунд до нескольких дней.

---

[1] В цитоплазме оплодотворенной яйцеклетки присутствуют ядра мужской и женской гамет, при быстром темпе сингамии этот этап трудно уловим.

Основные стадии развития яйцеклетки и зиготы цветковых растений

ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК (ЗМ)	ЯЙЦЕКЛЕТКА И ЗИГОТА
Образование ценоцита (8-ядерный ЗМ)	ЯДРО БУДУЩЕЙ ЯЙЦЕКЛЕТКИ
Целлюляризация с образованием гаметофитной ткани (7-клеточный, 8-ядерный ЗМ)	ИНИЦИАЛЬ ЯЙЦЕКЛЕТКИ
Обособление клеток и формирование элементов (сформированный ЗМ)	НЕЗРЕЛАЯ (ФОРМИРУЮЩАЯСЯ) ЯЙЦЕКЛЕТКА
Созревание элементов ЗМ (зрелый ЗМ, готовый к оплодотворению)	ЗРЕЛАЯ ЯЙЦЕКЛЕТКА
Вхождение пыльцевой трубки в ЗМ, плазмогамия	ИНИЦИАЛЬ ЗИГОТЫ
Кариогамия	НЕЗРЕЛАЯ ЗИГОТА
Завершение двойного оплодотворения	ЗРЕЛАЯ ЗИГОТА

Специфические признаки зиготы

Зигота обычно расположена между синергидами в микропилярной части зародышевого мешка и прикрепляется к его стенке латерально, что обнаруживается лишь при определенном сечении (в профиль). Иногда зародышевый мешок вместе с зиготой выходит в микропиле и в канал столбика (Embryology..., 1984). У некоторых видов растений зигота образует гаустории.

Размер и форма зиготы — специфические видовые признаки (Maheshwari, 1950; Сравнительная..., 1981—1990). В значительной степени эти параметры связаны с наличием и особенностями строения суспензора. Наиболее распространенные формы зиготы — грушевидная и цилиндрическая. Встречается «сидячая» зигота, базальная часть которой расширена (например, у *Nelumbo* — Батыгина и др., 1983).

Характер изменения объема зиготы в ходе ее развития различен. У одних видов объем зиготы по сравнению с таковыми яйцеклетки значительно увеличивается (например, у видов рода *Crepis* — Герасимова-Навашина, 1954, 1957; *Datura stramonium* — Satina, Rietsema, 1959), у других — уменьшается (*Gossypium* — Pollock, Jensen, 1964; Jensen, 1968; *Reseda lutea — Чабан, 1975; Nicotiana tabacum* — Mogensen, Suthar, 1979). У *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968) зигота сначала уменьшается в размерах, а потом восстанавливает свой первоначальный объем.

Между зиготой и окружающими клетками и тканями имеются трофические и регуляторные связи. Строгая координация в развитии зиготы, зародыша и окружающих структур семени как во времени, так и в пространстве проявляется в морфогенетических и морфофизиологических корреляциях (Sinnott, 1960; Батыгина, 1974, 1987; Wareing, Phillips, 1978; Васильева и др., 1984; Vasilyeva et al., 1987, 1988; Nikiticheva, Teryokhin, 1988; Vasilyeva, 1988).

Как и большинство соматических растительных клеток, зигота подчиняется общим законам клеточной дифференциации (Герасимова-Навашина, 1971а, б; Jacobs, 1992). Будучи тотипотентной клеткой (Maheshwari, 1950; Johri, 1971; Токин, 1987), она способна продуцировать новый организм и в этом смысле не уникальна. Однако ее происхождение (в результате слияния яйцеклетки и спермия), особенности строения и функционирования высокоспециализированных гамет и детерминированность процессов, происходящих в ней, позволяют говорить об определенной уникальности этой клетки. Наиболее важные из морфогенетических процессов, приводящих к формированию зиготы, следующие: 1) цитокинез (симметричный или асимметричный) при образовании мужских и женских гамет и, как следствие, равное или неравное деление зиготы; 2) образование ценоцитной структуры, содержащей 2 ядра разного происхождения (мужское и женское), движение этих ядер; 3) асинхронное преобразование хроматина ядер сливающихся гамет, обусловленное неодновременным прохождением гаметами периодов интерфазы; 4) привнесение в цитоплазму яйцеклетки органелл мужского происхождения (двуродительское или однородительское наследование); 5) приобретение яйцеклеткой и зиготой в процессе эволюции приспособлений (например, изменение строения клеточной оболочки в ходе развития) для выполнения специфической функции оплодотворения.

Уникальность зиготы проявляется в комплексе таких признаков, как изолированность, морфологическая и физиологическая полярность, морфологическая ось, строение клеточной оболочки, характер протекания клеточного цикла (особенно интерфазы).

Изолированность зиготы. В процессе развития от инициали яйцеклетки через сингамию к зрелой зиготе изменяются степень и характер изоляции этой клетки, что проявляется в типе связей с окружающими структурами, строении ее оболочки (см. ниже), системе транспорта и др. В становлении изолированности яйцеклетки, зиготы и остальных клеток зародышевого мешка можно выделить 3 критических события.

1. *Заложение фрагмопластов и образование единой гетерогенной гаметофитной ткани* в 8-ядерном зародышевом мешке (см. периодизацию — II стадия). Клетки

этой ткани находятся в жесткой связи друг с другом, морфологически различаются, но в определенной степени они меристематичные и тотипотентные. Однако их расположение в системе зародышевого мешка, где уже имеется полярность и симметрия, во многом определяет их дальнейшую судьбу.

2. *Начало изоляции клеток и выделение 3 функционально-различных типов тканей*: яйцевого аппарата, антиподального комплекса и центральной клетки (инициали эндосперма) (III стадия).

3. *Завершение изоляции клеток яйцевого аппарата и антиподального комплекса* (III стадия). Последний может оставаться в виде ткани длительное время.

Строение клеточной оболочки зиготы. Незрелая яйцеклетка обычно имеет целлюлозную оболочку со всех сторон («первичная оболочка»[2]). Зрелая яйцеклетка, готовая к оплодотворению, у большинства цветковых растений окружена оболочкой только с базального полюса («вторичная оболочка»[3]), тогда как с апикального она отграничена от центральной клетки лишь плазмалеммой (Schulz, Jensen, 1968; см. также: Жукова, 1994). В некоторых случаях клетки яйцевого аппарата полностью лишены клеточных оболочек (например, *Potamogeton* — Wiegand, 1900; *Peperomia blanda, Gagea lutea* — Плющ, 1992). Формирование полной целлюлозной оболочки («третичная оболочка»[4]) происходит во время интерфазы, и зрелая зигота обычно имеет непрерывную оболочку. Однако есть данные, свидетельствующие о более поздней ее организации (*Helianthus* — Yan, Yang, 1991).

Клеточная оболочка зиготы, вероятно, необходима для фиксации полярной оси, как было показано на примере *Fucus* (Kropf et al., 1988), а также для поддержания дифференцированного состояния эмбриональных клеток и для определения судьбы клеток в развитии растения (Berger et al., 1994).

Изолированность зиготы, обеспечиваемая ее оболочкой, в определенной степени является относительной. Как свидетельствует структурная ее организация, зигота на всех этапах своего развития связана с клетками гаметофита и материнскими тканями (с нуцеллусом, интегументами, интегументальным тапетумом и т. д.) через систему транспорта. Поэтому зиготу, вероятнее всего, следует рассматривать с позиции «открытых систем».

Полярность зиготы — специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфофизиологических различий на противоположных концах ее. На основе этого возникает морфологическая ось с 2 различными полюсами — апикальным, обращенным к центральной клетке зародышевого мешка, и базальным. Полярность зиготы определяет впоследствии плоскость ее деления (поперечная, наклонная или продольная перегородки), различный характер цитокинеза (асимметричный или симметричный) и, как следствие, образование 2 неравных или равных дочерних клеток и в конечном итоге полярность зародыша. Процессы поляризации, имеющие место в зиготе до 1-го клеточного деления, подробно изучены на примере водорослей *Fucus* и *Pelvetia* (Kropf, 1992, 1994).

Полярность и симметрия эмбриональных структур (зиготы, зародыша и других) — общее явление в растительном и животном царствах. Это одна из важнейших и мало разработанных проблем в биологии (Wardlaw, 1955; Sinnott, 1960; Батыгина, 1993; Jürgens, 1995; Медведев, 1996, 1997).

Выделяют 2 типа полярности — морфологическую и физиологическую. Морфологическая полярность зиготы обнаруживается во внешнем (форма зиготы) и внутреннем строении как результат перестроек в клеточной оболочке, плазмалемме, цитоплазме и ядре. Как правило, ядро и бóльшая часть цитоплазмы, в которой распределено основное количество органелл, располагаются в ее апикальной части, а большая вакуоль — в базальной. У некоторых растений (например, *Triticum, Zea, Hordeum, Avena, Myosotis*) большая вакуоль отсутствует, а мелкие вакуоли располагаются главным образом по периферии зиготы (Батыгина, 1961, 1974, 1987; Хвединiч,

[2, 3, 4] Термины широко используются в ботанической и зоологической литературе (Токин, 1987).

1969; Чеботарь, 1972; Norstog, 1972; Поддубная-Арнольди, 1976; Коробова, 1982; Russell, 1993). Органеллы (митохондрии, аппарат Гольджи и др.) и элементы цитоскелета также подвергаются реорганизации и асимметрично распределяются в клетке.

Физиологическая полярность зиготы проявляется в градиентном распределении ионных и электрических потоков, полисахаридов, белков, фитогормонов (и других веществ), в различной интенсивности обмена веществ, в свойствах клеточной оболочки зиготы в апикальной и базальной ее частях. Апикальный полюс зиготы, а в дальнейшем и зародыша обладает отрицательным геотропизмом, базальный полюс — положительным (Поддубная-Арнольди, 1976).

Установление определенных градиентов и приводит к специфической ориентации элементов зиготы, т. е. к аксиальности. Заложение оси полярности рассматривается как 1-й шаг дифференциации и, следовательно, морфогенеза (Sinnott, 1960). Полярность зиготы предопределена полярностью зрелой яйцеклетки, которая имеет апикально-базальную ось (халазально-микропилярную). Это положение справедливо для многих видов двудольных, но в случае развития зародыша у однодольных, где нет правильной модели деления, подобная корреляция отсутствует (Padmanabhan, 1996). Ряд данных о развитии зиготы (Батыгина, 1974, 1987) свидетельствует о том, что в инициали яйцеклетки еще нет градиентов, т. е. отсутствуют различия между полюсами. Затем происходит становление полярности и зрелая яйцеклетка представляет собой полярную клетку. Вхождение спермия в зрелую яйцеклетку «нарушает» всю ее организацию: происходит изменение вакуолизации, переориентация микротрубочек, движение ядер, образование полной клеточной оболочки и т. д. Таким образом, вновь происходит поляризация, в результате чего зрелая зигота становится еще более поляризованной.

Направление полярности зиготы (и в дальнейшем зародыша) зависит от осевой полярности зародышевого мешка и семязачатка. В то же время можно говорить о пластичности морфогенетической полярности, поскольку существуют примеры смены оси, наличия нескольких осей и т. д. (Батыгина, 1993). Известны случаи изменения полярности самого зародышевого мешка покрытосеменных, когда яйцевой аппарат появляется на обоих концах или антиподы — на микропилярном конце, а яйцеклетка — на халазальном (Swamy, 1946; Герасимова-Навашина, Батыгина, 1958).

Типы симметрии. Яйцеклетка и зигота разных видов покрытосеменных характеризуются различными типами симметрии — радиальной и билатеральной (дорсивентральной). Выделяют ось и плоскость симметрии. Существуют морфологическое и физиологическое проявления симметрии. В ходе развития яйцеклетки, зиготы и зародыша имеет место переход от одного типа симметрии к другому. У некоторых цветковых растений (например, *Triticum, Nelumbo, Commelina* — Батыгина, 1968, 1974; Batygina, 1969; Titova, Batygina, 1996) зрелая зигота имеет внутреннюю дорсивентральность, которая сохраняется в зрелом зародыше. Дорсивентральность зиготы и зародыша злаков, обусловленная дорсивентральностью строения зародышевого мешка и семязачатка, является отражением высокой специализации этой группы растений. Еще одним примером дорсивентральности могут служить 2 различные клетки, возникающие при делении зиготы *Fucus* (Sinnott, 1960).

Одни авторы считают, что переход от радиальной к билатеральной симметрии происходит в момент образования семядолей (Raghavan, 1986; Jürgens, 1995). Другие (Goldberg et al., 1994) подчеркивают, что глобулярный зародыш уже радиально несимметричен в формальном смысле.

До сих пор почти ничего не известно о генетических компонентах лево-правой асимметрии. Недавно был идентифицирован кластер генов и показана асимметричная их экспрессия, приводящая к установлению этого типа симметрии у куриного эмбриона (Wade Roush, 1995).

Особенности клеточного цикла зиготы

Механизмы сингамии и тройного слияния в свете митотической гипотезы и связь этих процессов с клеточным циклом являются предметом давней дискуссии (Gerassimova, 1933; Герасимова-Навашина, 1947, 1951, 1957, 1971a, 1980; Герасимова-Навашина, Батыгина, 1958; Коробова, 1979, 1982; Савина, 1965; Vallade, 1980; Gerassimova-Navashina, 1982; Банникова и др., 1985; Carmichael, Friedman, 1995). Важным показателем прохождения периодов митотического цикла является количество ядерной ДНК в гаметах и зиготе (Woodard, 1956; Bennett, Smith, 1976; данные Алимовой — см.: Герасимова-Навашина, 1980; Банникова, Хведынич, 1982; Friedman, 1991; Mogensen, Holm, 1995; Sherwood, 1995). В момент контакта я́дра гамет обычно находятся в одном периоде клеточного цикла.

Спермии в ходе своего развития не завершают митотический цикл, оставаясь временно блокированными на одном из последних этапов (телофазы), условно обозначаемом G_0 (Герасимова-Навашина, 1971a, 1980). Женская гамета, пройдя полный митотический цикл при своем образовании, вступает в период G_1, подвергается специфической дифференциации и выходит в период G_0, в котором и находится до оплодотворения.

Переход из периода G_1 в период G_0 может быть обратимым: $G_1 \rightarrow G_0$ представляет собой путь клеточной дифференциации и остановки митоза, а $G_0 \rightarrow G_1$ — возвращение в пролиферирующее состояние. Сложность и филогенетическое разнообразие механизмов, контролирующих переходы $G_0 \leftrightarrow G_1$, объясняют не только обратимостью, но и разнообразием факторов, которые управляют этим процессом у различных видов растений (Jacobs, 1992, 1995).

Для соматических клеток эукариот продолжительность S-периода у разных видов неодинакова, но обычно занимает относительно небольшую часть митотического цикла (Гриф, Иванов, 1975). Характерные черты развивающихся женских половых клеток — значительная продолжительность этого периода, увеличение длительности пресинтетического периода по сравнению с постсинтетическим (Банникова и др., 1985). S-период зиготы, когда идет репликация ДНК, короче, чем периоды G_1 и G_2. Так, например, у *Petunia hybrida* длительность последних составляет 75 и 28.5 ч соответственно, тогда как S-период — 4.6 ч, M-период — 3 ч (Vallade, 1980).

Детально хронология процесса двойного оплодотворения была прослежена у разных видов *Triticum* (Батыгина, 1961, 1974, 1987; Batygina, 1974) и у *Zea mays* (Mól et al., 1994). Процесс формирования и созревания яйцеклетки у пшеницы относительно длительный — 24—50 ч (рис. 1). G_1-период зиготы (формирование зиготы) продолжается в среднем 5—6 ч, S- и G_2-периоды (созревание зиготы) в целом занимают 7—12 ч, M-период — 6—8 ч. В S-периоде нельзя отличить мужской хроматин от женского и в профазу зигота вступает через 24 ч, как единое целое. В случае искусственного оплодотворения in vitro полное слияние ядер наблюдалось в течение 35 мин — 1 ч (Faure et al., 1993; Tirlapur et al., 1995).

Типы кариогамии у цветковых растений

На основе детальных исследований содержания ядерной ДНК в мужских и женских гаметах *Gnetum gnemon* с помощью флуоресцентной микроскопии J. Carmichael и W. Friedman (1995, 1996) выделили 3 типа кариогамии у семенных растений: G_1-кариогамия, S-фазная кариогамия, G_2-кариогамия (рис. 2).

Эти типы кариогамии отражают характер взаимоотношений между моделями клеточного цикла и процессом оплодотворения. Как видно из приведенных авторами результатов исследования, *кариогамия может происходить в разные периоды клеточного цикла, а S-период — в разные моменты процесса оплодотворения* (после слияния, перед концом слияния и до оплодотворения).

Имеющиеся в настоящее время литературные данные по оплодотворению у цветковых не позволяют сделать окончательный вывод о том, какие типы кариогамии

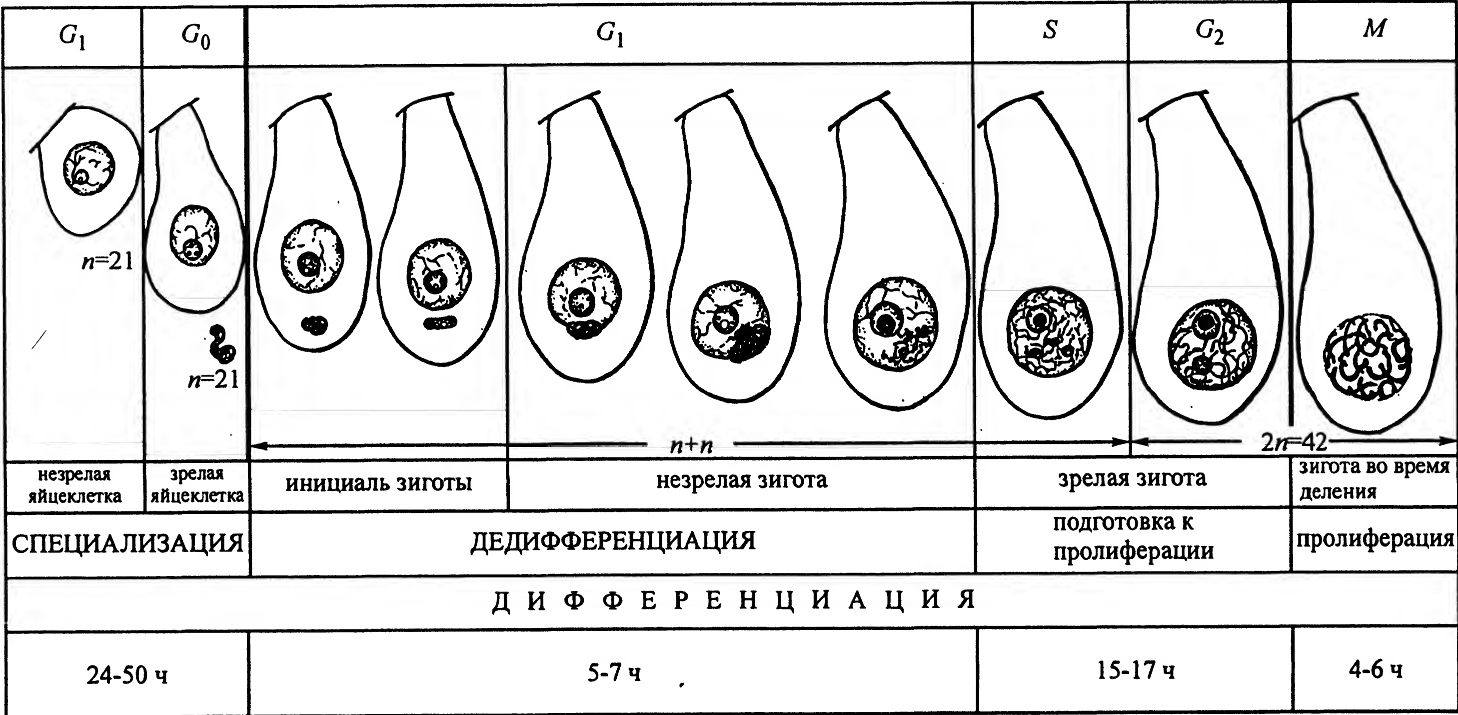


Рис. 1. Хронология процессов, сопряженных с сингамией, в роде *Triticum*.

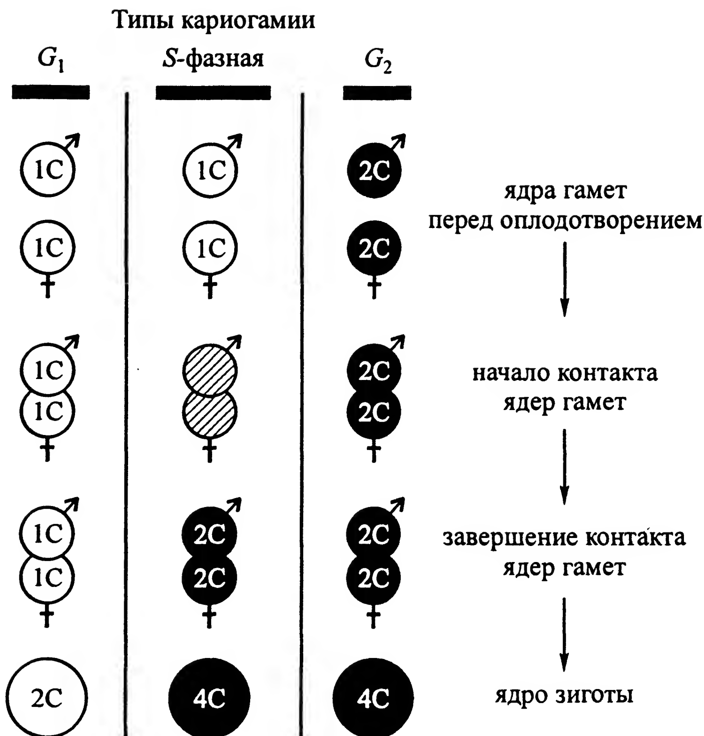


Рис. 2. Взаимосвязь между клеточным циклом гамет и типом кариогамии у семенных растений (по: Carmichael, Friedman, 1995).

Кружки: белые — ядра в G_1-периоде, заштрихованные — ядра в S-периоде, черные — ядра в G_2-периоде клеточного цикла.

характерны для них. Тем более что только в единичных работах приводятся сведения о периодах клеточного цикла гамет и зиготы у исследуемого объекта, о длительности интерфазы и т. д. Однако пересмотр классического представления о 3 типах оплодотворения — премитотическом, постмитотическом и промежуточном (Герасимова-Навашина, 1971б) — в свете новых данных о 3 типах кариогамии у семенных растений (Carmichael, Friedman, 1995, 1996) дает возможность сделать определенные заключения.

Во-первых, при определении типа кариогамии у цветковых необходимо прежде всего иметь в виду, что существуют 3 типа оплодотворения, которые различаются по темпу объединения мужских и женских ядер (Герасимова-Навашина, 1947, 1951; Gerassimova-Navashina, 1960, 1982). При премитотическом — ядра спермия и женской гаметы объединяются до их вступления в митоз; ядро спермия завершает свой митотический цикл после слияния с ядром женской гаметы. При постмитотическом типе оплодотворения ядро спермия оканчивает митотический цикл до объединения с ядром женской гаметы, находясь с ним в контакте; слияние ядер осуществляется после вступления их в митоз. Промежуточный тип оплодотворения характеризуется кариогамией во время митоза.

Сопоставляя концепцию Е. Н. Герасимовой-Навашиной о типах оплодотворения с данными J. Carmichael и W. Friedman о типах кариогамии, можно видеть, что *тип оплодотворения в широком смысле слова указывает на общую временную связь кариогамии с первым делением зиготы — с конечным периодом (M) клеточного цикла* (т. е. когда происходит полное слияние ядер — до, после или во время митоза). В то время как собственно *тип кариогамии обозначает конкретный период клеточного цикла, когда происходит слияние ядер.*

Во-вторых, согласно современной концепции контроля клеточного цикла, клетка не может вступать в митоз до тех пор, пока не произойдет репликация ДНК (Jacobs, 1992, 1995).

Исходя из этих представлений и учитывая цитоэмбриологические данные по процессу оплодотворения у различных видов цветковых, можно говорить о существовании 4 типов кариогамии: G_1, S, G_2 и M.

При этом *премитотический тип оплодотворения может объединять 3 типа кариогамии — G_1, S и G_2, а при постмитотическом и промежуточном типах оплодотворения возможен только один тип — M-кариогамия.* Ниже показаны взаимосвязи между типами оплодотворения, кариогамии, клеточным циклом и стадией развития зиготы у семенных растений:

Тип оплодотворения	Премитотический			Промежуточный	Постмитотический
Тип кариогамии	G_1	S	G_2	M	
Время вступления ядер в S-период клеточного цикла	После кариогамии	Во время кариогамии (конец слияния ядер)	До начала сингамии	До окончания кариогамии, перед митозом	
Стадия развития зиготы, соответствующая S-периоду клеточного цикла	Зрелая зигота	Незрелая зигота	Гаметы	Незрелая зигота	

G_1-кариогамия: яйцеклетка и спермии проходят G_0- и G_1-периоды клеточного цикла, ядра их сливаются в G_1-периоде, репликация ДНК происходит после слияния (в зрелой зиготе).

S-кариогамия: яйцеклетка и спермии проходят G_0- и G_1-периоды, ядра их сливаются в S-периоде, репликация ДНК происходит во время слияния (в незрелой зиготе).

G_2-кариогамия: яйцеклетка и спермии проходят G_0-, G_1- и S-периоды, ядра их сливаются в G_2-периоде, репликация ДНК происходит до начала слияния (в гаметах).

М-кариогамия: яйцеклетка и спермии проходят G_0-, G_1-, S-, G_2- и частично M-периоды, ядра их сливаются в M-периоде, репликация ДНК происходит непосредственно перед окончанием кариогамии (в незрелой зиготе).

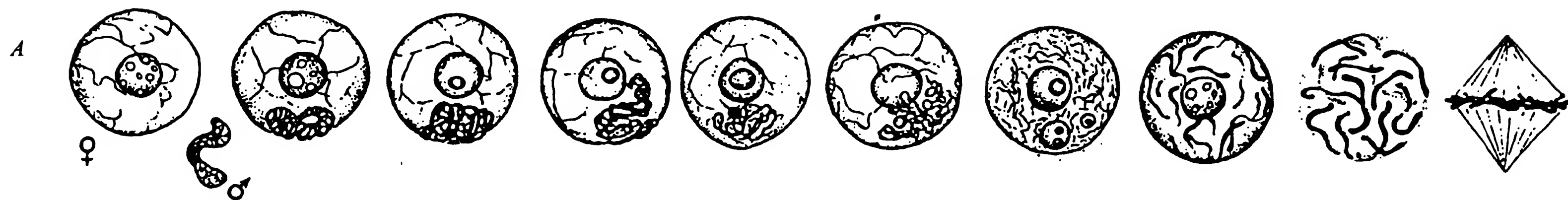
Таким образом, *слияние ядер гамет может происходить в разные периоды клеточного цикла, что и определяет тип кариогамии.* Характер протекания клеточного цикла яйцеклетки-зиготы и тип кариогамии, вероятно, скоррелированы с типами развития зародышевого мешка (16 типов), семязачатка (красси- и тенуинуцеллятный) и эндосперма (нуклеарный, целлюлярный, гелобиальный).

Ядра мужских и женских гамет у многих видов растений проходят интерфазу с разной скоростью, что обусловливает асинхронность их вступления в периоды клеточного цикла (Баннікова, Хвединіч, 1973).

В зависимости от типа оплодотворения и типа кариогамии в S-период могут вступать ядра гамет, незрелой или зрелой зиготы (см. «вывод»).

Незрелая (только что образовавшаяся) зигота может находиться в разных периодах клеточного цикла в зависимости от типа кариогамии. Исходя из современной теории клеточного цикла зигота цветковых растений перед делением должна находиться в G_2-периоде. В то же время при разных типах оплодотворения и, следовательно, разных типах кариогамии она будет морфологически различной, а именно с полностью слившимися ядрами (премитотический тип оплодотворения, G_1-, G_2- и S-фазная кариогамия) и частично слившимися (постмитотический и промежуточный типы оплодотворения, M-кариогамия).

G_1-кариогамия (премитотетический тип оплодотворения)



М-кариогамия (промежуточный тип оплодотворения)



М-кариогамия (постмитотический тип оплодотворения)



Рис. 3. Типы кариогамии у различных видов цветковых растений (по: Батыгина, 1974, 1987; Герасимова-Навашина, Батыгина, 1958, 1959, с дополн.).
А — *Triticum aestivum*, *Б* — *Crepis tectorum* (тетраплоид), *В* — *Fritillaria pudica*.

Все это указывает на таксоноспецифичность прохождения клеточного цикла в зиготе. Возможно, отсутствие строгой корреляции между стадией развития зиготы и периодом клеточного цикла и объясняет противоречивость имеющихся в литературе данных о строении зиготы, о темпах и характере сингамии у разных видов цветковых растений.

Доказательством в пользу G_1-кариогамии у цветковых служат данные по цитологии сингамии и содержанию ДНК в мужских гаметах и зиготе у представителей сем. *Poaceae*: *Triticum* (Батыгина, 1961, 1987; Gerassimova-Navashina, 1960, 1982), *Hordeum* (Mericle, Mericle, 1973; Bennett, Smith, 1976; Mogensen, Holm, 1995), *Zea* (Moss, Heslop-Harrison, 1967; Kranz, Lörz, 1996) — и родов: *Tradescantia* (Woodard, 1956), *Petunia* (Vallade, 1980), *Pennisetum* (Sherwood, 1995) (рис. 3). Дополнительным подтверждением существования G_1-кариогамии у цветковых являются результаты исследования половых элементов *Crepis tectorum* с помощью рентгенизации (Герасимова-Навашина и др., 1968) и авторадиографии (оригинальные данные Алимовой — см.: Герасимова-Навашина, 1980). При этом было установлено, что мужские и женские ядра до их объединения не проходят S-период клеточного цикла; меченый тимидин обнаруживался только в зиготе.

Косвенным указанием на G_2- и S-кариогамию у цветковых могут служить данные о том, что ядра спермиев удваивают содержание ДНК до оплодотворения (например, *Crepis capillaris, Elytrigia elongata, Arabidopsis thaliana*) (D'Amato et al., 1965; Ермаков и др., 1980; Friedman, 1999). M-тип кариогамии характерен для большинства видов семейств *Orchidaceae* и *Liliaceae* с постмитотическим (или промежуточным) типом оплодотворения (рис. 3).

Изучение яйцеклетки-зиготы на разных уровнях ее организации у представителей разных цветковых растений и установление взаимосвязей между стадией развития, периодом ее клеточного цикла и типом кариогамии — перспективные направления исследований по многогранной проблеме «Зигота». Прогресс в этой области в немалой степени зависит также от знаний онтогенеза и филогенетических взаимоотношений между различными таксонами растений.

Считаем своим приятным долгом выразить благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую поддержку (проект «Ведущая научная школа России», № 96-15-97918). Мы также очень признательны А. А. Захаровой и Е. А. Брагиной за техническую помощь при оформлении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баннікова В. П., Хвединіч О. А. Процесс запліднення у *Nicotiana rustica* // Укр. бот. журн. 1973. Т. 30. № 4. С. 668—670.

Банникова В. П., Хведынич О. А. Основы эмбриологии растений. Киев, 1982. 164 с.

Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П. и др. Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных растений и водорослей. Киев, 1985. 220 с.

Батыгина Т. Б. Некоторые данные по цитологии процесса оплодотворения у пшениц // Морфогенез растений. М., 1961. С. 334—340.

Батыгина Т. Б. Эмбриогенез в роде *Triticum* L. (в связи с вопросами однодольности и отдаленной гибридизации у злаков) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 4. С. 480—490.

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Батыгина Т. Б. Хлебное зерно. Л., 1987. 102 с.

Батыгина Т. Б. Некоторые аспекты морфогенетической полярности в онтогенезе растений // Тез. докл. III Съезда Всерос. о-ва физиологов растений. СПб., 1993. С. 258.

Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева В. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 311—325.

Васильева В. Е., Колесова Г. Е., Чочиа К. А., Батыгина Т. Б. Морфофизиологические корреляции в развитии семяпочки лотоса // Матер. Всесоюз. симп. «Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави, 1984. С. 11.

Герасимова-Навашина Е. Н. Митотическая гипотеза двойного оплодотворения // ДАН СССР. 1947. Т. 57. № 4. С. 359—398.

Герасимова-Навашина Е. Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. 1951. Т. 2. С. 294—355.

Герасимова-Навашина Е. Н. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 5. С. 655—681.

Герасимова-Навашина Е. Н. Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1654—1673.

Герасимова-Навашина Е. Н. О периодах митотического цикла гамет покрытосеменных растений // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1971а. № 3. С. 93—94.

Герасимова-Навашина Е. Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты // Проблемы эмбриологии. Киев, 1971б. С. 113—152.

Герасимова-Навашина Е. Н. Двойное оплодотворение и митоз // Цитология и генетика. 1980. Т. 14. № 6. С. 69—82.

Герасимова-Навашина Е. Н. Оплодотворение у покрытосеменных // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 8. С. 1061—1071.

Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б. Процесс двойного оплодотворения у *Scilla sibirica* Andr. // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 7. С. 959—988.

Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б. О ходе слияния половых ядер при оплодотворении у злаков // ДАН СССР. 1959. Т. 124. № 1. С. 223—226.

Герасимова-Навашина Е. Н., Капил Р. Н., Коробова С. Н., Савина Г. И. Процесс двойного оплодотворения при пониженных температурах // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 5. С. 614—627.

Гриф В. Г., Иванов В. Б. Временные параметры митотического цикла у цветковых растений // Цитология. 1975. Т. 17. № 6. С. 694—717.

Ермаков И. П., Морозова Е. М., Карпова Л. В. О содержании ДНК в ядрах мужского гаметофита некоторых цветковых растений // ДАН СССР. 1980. Т. 251. № 4. С. 1023—1024.

Жукова Г. Я. Яйцеклетка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка. СПб., 1994. С. 188—192.

Коробова С. Н. Движение спермиев покрытосеменных растений в пыльцевой трубке и в зародышевом мешке // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. Л., 1979. С. 5—19.

Коробова С. Н. Формирование женского гаметофита, оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма кукурузы // Культурная флора. М., 1982. С. 151—176.

Медведев С. С. Физиологические основы полярности растений // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. СПб., 1996. 159 с.

Медведев С. С. Полярность и эмбриогенез // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2: Семя. СПб., 1997. С. 617—623.

Навашин С. Г. Новые наблюдения над оплодотворением у *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon* // Дневник X съезда русских естествоиспытателей и врачей. Киев, 1898. № 6. С. 16—21.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. 264 с.; 1983. 363 с.; 1985. 285 с.; 1987. 391 с.; 1990. 332 с.

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка покрытосеменных. Киев, 1992. 145 с.

Плющ Т. А. Ультраструктура клеток зародышевого мешка *Lilium regale* и *Lilium candidum* (*Liliaceae*) до оплодотворения // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 651—657.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.

Савина Г. И. Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 17 с.

Тахтаджян А. Л. Гаметофит, гаметангии и оплодотворение // Жизнь растений. Введение. Л.; М., 1978. Т. 4. С. 32.

Терехин Э. С. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений // Тр. БИН АН СССР. СПб., 1991. Т. 2. С. 1—69.

Токин Б. П. Общая эмбриология. М., 1987. 480 с.

Хвединіч О. А. Процес повїного запліднення у ячменю (*Hordeum vulgare* L.) // Укр. бот. журн. 1969. Т. 26. № 5. С. 123—126.

Чабан И. А. Эмбриогенез и эндоспермогенез *Reseda lutea* L. и *Chelidonium majus* L. по данным световой и электронной микроскопии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 26 с.

Чеботарь А. А. Эмбриология кукурузы. Кишинев, 1972. 384 с.

Batygina T. B. On the possibility of separation of a new type of embryogenesis in Angiospermae // Rev. Cytol. Biol. Végét. 1969. Vol. 32. N 3-4. P. 335—341.

Batygina T. B. Fertilization process in cereals // Fertilization in higher plants. Amsterdam, 1974. P. 205—220.

Batygina T. B., Vasilyeva V. E. Sexual reproduction in flowering plants: periodization of egg cell and zygote development and possible types of caryogamy // Plant form and function. Prof. M. R. Vijayaraghavan Festschrift vol. New Delhi, 1997.

Bennett M. D., Smith J. B. The nuclear DNA content of the egg, the zygote and young proembryo cells in *Hordeum* // Caryologia. 1976. Vol. 29. N 4. P. 435—446.

Berger F., Taylor A., Brownlee C. Fate-determining positional information provided by the plant cell wall during embryogenesis // Sci. 1994. Vol. 263. N 5152. P. 1421—1423.

Carmichael J. S., Friedman W. E. Double fertilization in *Gnetum gnemon*: the relationship between the cell cycle and sexual reproduction // Plant Cell. 1995. Vol. 7. N 12. P. 1975—1988.

Carmichael J. S., Friedman W. E. Double fertilization in *Gnetum gnemon* (*Gnetaceae*): its bearing on the evolution of sexual reproduction within the *Gnetales* and the anthophyte clade // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 83. N 6. P. 767—780.

Castle L. A., Meinke D. W. Embryo-defective mutants as tools to study essential functions and regulatory processes in plant embryo development // Seminars in Developm. Biol. 1993. Vol. 4. P. 31—39.

Clark J. K., Sheridan W. F. Isolation and characterization of 51 embryo-specific mutants of maize // Plant Cell. 1991. Vol. 3. N 9. P. 935—951.

D'Amato F., Devreux M., Scarascia Mugnozza G. T. The DNA content of the nuclei of the pollen grains in tobacco and barley // Caryologia. 1965. Vol. 18. N 3. P. 377—381.

Dresselhaus T., Fuchs S., Heuer S. et al. Gene isolation from egg cells and in vitro produced zygotes of maize // Abstr. 14th Int. Congr. Sex. Plant Reprod. «Plant Reproduction'96», Lorne, Australia. Lorne, 1996. P. 12.

Embryology of Angiosperms. Berlin, 1984. 602 p.

Faure J.-E., Mogensen H. L., Dumas Ch. et al. Karyogamy after electrofusion of single egg and sperm cell protoplasts from maize: cytological evidence and time course // Plant Cell. 1993. Vol. 5. N 7. P. 747—755.

Favre-Duchartre M. Contribution a l'etude de la reproduction chez le *Ginkgo biloba* // Rev. Cytol. Biol. Végét. 1956. Vol. 17. N 1-2. P. 1—218.

Friedman W. E. Sexual reproduction in *Ephedra nevadens* (*Ephedraceae*): further evidence of double fertilization in a nonflowering seed plant // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 12. P. 1582—1598.

Friedman W. E. Double fertilization in *Ephedra trifurca*, a non-flowering seed plant: the relationship between fertilization events and the cell cycle // Protoplasma. 1991. Vol. 165. N 1—3. P. 106—120.

Friedman W. E. Expression of the cell cycle in sperm of *Arabidopsis*: implication for understanding patterns of gametogenesis and fertilization in plants and other eukaryotes // Development. 1999. Vol. 126. P. 1065—1075.

Gerassimova H. N. Fertilization in *Crepis capillaris* // Cellule. 1933. Vol. 42. N 1. P. 103—108.

Gerassimova-Navashina H. N. A contribution to the cytology of fertilization in flowering plants // The nucleus. 1960. Vol. 3. N 1. P. 111—120.

Gerassimova-Navashina H. N. Process of double fertilization in angiosperms and mitotic cycle of the cell // Phytomorphology. 1982. Vol. 32. N 1-3. P. 222—233.

Goldberg R. B., Paiva G. de, Yadegari R. Plant embryogenesis: zygote to seed // Science. 1994. Vol. 266. N 5185. P. 605—614.

Jacobs T. W. Control of the cell cycle // Devel. Biol. 1992. Vol. 153. N 1. P. 1—15.

Jacobs T. W. Cell cycle control // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1995. Vol. 46. P. 317—339.

Jensen W. A. Observations on the fusion of nuclei in plants // J. Cell Biol. 1964. Vol. 23. N 3. P. 669—672.

Jensen W. A. Cotton embryogenesis: the zygote // Planta. 1968. Vol. 79. N 4. P. 346—366.

Jensen W. A. Fertilization of flowering plants // Bioscience. 1973. Vol. 23. N 1. P. 21—27.

Johri B. M. Embryogenesis in tissue cultures // Les cultures de tissus de plantes. Coll. intern. C. N. R. S. N 193. Paris, 1971. P. 269—280.

Jürgens G. Axis formation in plant embryogenesis: cues and clues // Cell. 1995. Vol. 81. N 5. P. 467—470.

Kranz E., Dresselhaus T. In vitro fertilization with isolated higher plant gametes // Elsevier Trends Journ. 1996. Vol. 1. N 3. P. 82—89.

Kranz E., Lörz H. In vitro fertilization with isolated single gametes results in zygotic embryogenesis and fertile maize plants // Plant Cell. 1993. Vol. 5. N 7. P. 739—746.

Kranz E., Lörz H. In vitro fertilization with angiosperm gametes // Abstr. 14th Int. Congr. Sex. Plant Reprod. «Plant Reproduction'96», Lorne, Australia. Lorne, 1996. P. 42.

Kranz E., Wiegen P. von, Lörz H. Early cytological events after induction of cell division in egg cells and zygote development following in vitro fertilization with angiosperm gametes // Plant J. 1995. Vol. 8. N 1. P. 9—23.
Kropf D. L. Establishment and expression of cellular polarity in fucoid zygotes // Microbiol. Rev. 1992. Vol. 56. N 2. P. 316—339.
Kropf D. L. Review: cytoskeletal control of cell polarity in a plant zygote // Devel. Biol. 1994. Vol. 165. N 2. P. 361—371.
Kropf D. L., Kloareg B., Quatrano R. S. Cell wall is required for fixation of the embryonic axis in *Fucus* zygotes // Sci. 1988. Vol. 239. N 4836. P. 187—190.
Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, 1950. 453 p.
Matthys-Roshon E., Mól R., Heizmann P., Dumas C. Isolation and microinjection of active sperm nuclei into egg cells and central cells of isolated maize embryo sacs // Zygote. 1994. Vol. 2. N 1. P. 29—35.
Mericle L. W., Mericle R. P. Confounding the quandary of zygotic DNA // Barley Genet. Newslett. 1973. Vol. 3. P. 39—42.
Mogensen H. L. Exclusion of male mitochondria and plastids during syngamy as a basis for maternal inheritance // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1988. Vol. 85. N 8. P. 2594—2597.
Mogensen H. L., Holm P. B. Dynamics of nuclear DNA quantities during zygote development in barley // Plant Cell. 1995. Vol. 7. N 4. P. 487—494.
Mogensen H. L., Rusche M. L. Quantitative ultrastructural analysis of barley sperm: occurrence and mechanism of cytoplasm and organelle reduction and the question of sperm dimorphism // Protoplasma. 1985. Vol. 128. N 1. P. 1—13.
Mogensen H. L., Suthar H. K. Ultrastructure of the egg apparatus of *Nicotiana tabacum* (*Solanaceae*) before and after fertilization // Bot. Gaz. 1979. Vol. 140. N 2. P. 168—179.
Mól R., Matthys-Rochon E., Dumas C. The kinetics of cytological events during double fertilization in *Zea mays* L. // Plant J. 1994. Vol. 5. N 2. P. 197—206.
Moss G. I., Heslop-Harrison J. A cytochemical study of DNA, RNA and protein in the developing maize anther. II. Observations // Ann. Bot. 1967. Vol. 31. N 4. P. 555—572.
Murray A. W., Kirschner M. W. What controls the cell cycle // Sci. Amer. 1991. Vol. 264. N 3. P. 34—41.
Nikiticheva Z. I., Teryokhin E. S. Dynamics of morphogenetic correlations in ovule and seed development (ontogenetic and evolutionary aspects) // Ann. Sci. 1988. N 23. P. 171—173.
Norstog K. Early development of the barley embryo: fine structure // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 2. P. 123—132.
Padmanabhan D. Tracing the shoot apex in angiosperm embryos // Adv. Botany. New Delhi, 1996. P. 39—51.
Pearson H. H. Gnetales. New York, 1929. 194 p.
Pollock E. G., Jensen W. A. Cell development during early embryogenesis in *Capsella* and *Gossypium* // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51. N 9. P. 915—921.
Raghavan V. Embryogenesis in Angiosperms: a developmental and experimental study. Cambridge et al., 1986. 303 p.
Russell S. D. Fertilization in *Plumbago zeylanica*: gametic fusion and fate of the male cytoplasm // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 3. P. 416—434.
Russell S. D. The egg cell: development and role in fertilization and early embryogenesis // Plant Cell. 1993. Vol. 5. N 10. P. 1349—1359.
Russell S. D. Cytoplasmic transmission during fertilization // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя. СПб., 1997а. С. 169—175.
Russell S. D. Fertilization mechanisms // Там же. 1997б. С. 186—193.
Russell S. D., Rougier M., Dumas C. Organization of the early post-fertilization megagametophyte of *Populus deltoides*. Ultrastructure and implications for male cytoplasmic transmission // Protoplasma. 1990. Vol. 155. N 1-3. P. 153—165.
Satina S., Rietsema J. Seed development // The genus *Datura*. New York, 1959. P. 181—195.
Schulz S. R., Jensen W. A. *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 7. P. 807—819.
Sherwood R. T. Nuclear DNA amount during sporogenesis and gametogenesis in sexual and aposporous buffelgrass // Sex. Plant Reprod. 1995. Vol. 8. N 2. P. 85—90.
Shivanna K. R., Rangaswamy N. S. Fertilization in flowering plants — What is new? // Curr. Sci. 1997. Vol. 72. N 5. P. 300—301.
Sinnott E. W. Plant morphogenesis. New York; Toronto; London, 1960. 550 p.
Swamy B. G. L. Inverted polarity of the embryo sac of angiosperms and its relation to the archegonium theory // Ann. Bot. n. s. 1946. Vol. 10. P. 171—183.

Tirlapur U. K., Kranz E., Cresti M. Characterisation of isolated egg cells, in vitro fusion products zygotes of *Zea mays* L. using the technique of image analysis and confocal laser scanning microscopy // Zygote. 1995. Vol. 3. N 1. P. 57—64.

Titova G. E., Batygina T. B. Is the embryo of Nymphaealen plants (*Nymphaeales* s. l.) dicotyledonous? // Phytomorphology. 1996. Vol. 46. N 2. P. 171—190.

Vallade J. Donnees cytologiques sur la proembryogénese dê *Petunia*: intéret pour une interprétation morphogénétique du développement embryonnaire // Bull. Soc. bot. France, Actual. bot. 1980. Vol. 127. N 3-4. P. 19—37.

Vasilyeva V. E. Morphophysiological correlations in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Ann. Sci. 1988. N 23. P. 168—170.

Vasilyeva V. E., Batygina T. B. Zygote developmental pattern and karyogamy types in flowering plants // Abstr. XV Congr. on Sex. Plant Reprod. Wageningen, 1998. P. 112.

Vasilyeva V. E., Batygina T. B., Titova G. E. Morpho-physiological correlations in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 4. P. 349—358.

Vasilyeva V. E., Titova G. E., Ermakov I. P. et al. Time and space concordance of the growth, differentiation and metabolism in the developing seed of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Sexual reproduction in higher plants. Proc. 10th Int. Symp. Siena, Italy. Berlin et al., 1988. P. 487.

Wade Roush. Embryos travel forking path as they tell left from right // Sci. 1995. Vol. 269. N 5230. P. 1514—1515.

Wardlaw C. W. Embryogenesis in plants. London, 1955. 391 p.

Wareing P. F., Phillips J. D. J. The control of growth and differentiation in plants. New York, Toronto, 1978. 347 p.

Wiegand K. M. Notes on the embryology of *Potamogeton* // Bot. Gaz. 1900. Vol. 30. N 1. P. 25—47.

Woodard J. W. DNA in gametogenesis and embryogeny in *Tradescantia* // J. Biophys. Biochem. Cytol. 1956. Vol. 2. N 6. P. 765—776.

Yan Hua, Yang Hong-Yuan. Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. N 1. P. 191—202.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 XII 1999

SUMMARY

A short review of modern ideas concerning zygote developmental pattern and karyogamy types in flowering plants is presented. A set of concepts describing seven main periods in the egg cell and zygote genesis by complex of characters (differentiation and totipotency degree, polarity etc.) is proposed. Some specific features of a zygote (insulation, cell wall structure, and cell cycle) and the causes determining its uniqueness are examined. Revision of the classical embryological notions on the fertilization types in a view of the latest data on double fertilization in gymnosperms allowed to single out *M*-type of karyogamy in flowering plants. The relationships between the types of fertilization (premitotic, postmitotic, intermediate) and karyogamy (G_1-, *S*-, G_2-, *M*-), developmental stages and periods of cell cycle of zygote are discussed.

УДК 581.3 : 582

© Г. Я. Жукова

ХЛОРОФИЛЛОНОСНОСТЬ ЗАРОДЫША У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ЭТОГО ПРИЗНАКА ДЛЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЦЕЛЕЙ

G. Ya. ZHUKOVA. OCCURRENCE OF CHLOROPHYLL IN THE EMBRYO OF FLOWERING PLANTS AND PERSPECTIVES OF ITS APPLICATION IN TAXONOMY

Продолжено изучение распространения хлороэмбриофитов среди цветковых растений. На основе собственных исследований, значительная часть которых уже опубликована, и критического обзора отдельных сведений, встречающихся в литературе, создан банк данных о наличии (или отсутствии) хлорофилла в зародыше не только зрелых, но и развивающихся семян свыше 1500 видов. Имеющиеся материалы позволяют говорить о константности этого уникального признака. Приведены новые данные, подтверждающие его таксоноспецифичность для определенных родов, семейств и даже порядков. Материалы исследования ряда видов сем. *Polygonaceae* по признаку хлорофиллоносности зародыша подтверждают правомерность пересмотра (Цвелев, 1996) его внутрисемейственной таксономии.

Ключевые слова: зародыш, признак хлорофиллоносности зародыша, таксономия цветковых растений, *Polygonaceae*, *Fabales*.

Нами уже обсуждался вопрос о возможном таксономическом значении признака хлорофиллоносности зародыша (Яковлев, Жукова, 1968, 1971, 1973; Yakovlev, Zhukova, 1975, 1980; Жукова, 1997). Это вызвало положительный отклик в работах некоторых таксономистов (Dahlgren, 1980; Dahlgren, Clifford, 1981; Jonsson, 1981; Dahlgren, Thorne, 1984; Камалова, Абуховская, 1986; Оганезова, 1993; Бобовые..., 1998, и др.). Признак хлорофиллоносности зародыша, а также введенные нами в ботаническую литературу понятия и термины «хлороэмбриофиты» и «лейкоэмбриофиты» (Yakovlev, 1969; Яковлев, Жукова, 1971, 1973) все чаще начинают привлекать к своим исследованиям и другие специалисты (Palanisamy, Vivekanandan, 1985; Casadoro, Rascio, 1987; Нарматов, 1988; Rodkiewicz et al., 1994).

Так, датский систематик R. Dahlgren (1980) проследил распространение признака хлорофиллоносности зародыша в соответствии со своей системой цветковых растений. Хлороэмбриофиты встречаются во многих, в том числе и не связанных между собой, группах. Анализ этих данных выявил определенную тенденцию в распространении этого признака. Она заключается в известной, хотя и не строгой корреляции между хлорофиллоносностью зародыша и отсутствием эндосперма (последнее относится к зрелому семени). Особенно отчетливо это видно на примере *Fabales*, *Capparales*, *Geraniales*. И наоборот, хлорофиллоносные зародыши в основном нехарактерны для групп с обильным эндоспермом и/или массивным нуцеллярным колпачком, таких как отдельные *Magnolianae* и *Ranunculanae*. По мнению Dahlgren, выявление признака хлорофиллоносности зародыша во многих больших группах цветковых растений указывает на то, что его распространение в определенной степени может отражать филогенетические взаимоотношения в пределах каждого из этих комплексов.

Эмбриологические исследования мальвовых и данные об эволюции их генеративных органов свидетельствуют о том, что это семейство является эволюционно наиболее продвинутой группой в порядке *Malvales* (Камалова, Абуховская, 1986). У всех семейств порядка авторами отмечена большая общность эмбриологических

признаков. Естественность порядка подтверждается и нашими исследованиями: представителям всех его семейств свойственна хлорофиллоносность зародыша (см. данные по хлорофиллоносности зародыша не только зрелых, но и развивающихся семян у цветковых растений: Жукова, 1968, 1988; Яковлев, Жукова, 1973; Yakovlev, Zhukova, 1980). Исключение составляют лишь 3 рода сем. мальвовых из трибы *Gossypeae* (см. там же, а также: Камалова и др., 1983; Камалова, Абуховская, 1986), у которых наблюдается утрата свойства хлорофиллоносности зародыша. Представители этой трибы, включая роды *Gossypium*, *Cienfuegosia* и *Thespesia*, выделяются среди других родов семейства и по многим другим эмбриологическим и биохимическим показателям (Камалова, Абуховская, 1986). В свете изложенных в одной из наших работ представлений об основном направлении эволюционных преобразований пластид и семени цветковых растений (Жукова, 1988) очень важно подчеркнуть, что именно трибу *Gossypeae* считают наиболее продвинутым таксоном среди мальвовых. Таким образом, признак хлорофиллоносности зародыша может быть использован не только при характеристике таксонов, но и при разработке проблем эволюции и эволюционной систематики растений.

Проведенными нами исследованиями было установлено, что в распространении свойства хлорофиллоносности зародыша среди цветковых растений выявляются определенные закономерности. Согласно одной из них, **виды одного рода не различаются по признаку хлорофиллоносности зародыша** (Жукова, 1968, 1997; Яковлев, Жукова, 1973; Yakovlev, Zhukova, 1980). При этом есть все основания считать этот признак константным, т. е. генетически запрограммированным. Косвенным подтверждением такого предположения являются данные, приведенные в табл. 1. Показано также, что **способность синтезировать хлорофилл, как и отсутствие этой способности, свойственны во многих случаях зародышу целых групп растений, объединенных в крупные таксономические единицы: подсемейства, семейства и даже порядки** (Жукова, 1968, 1997; Яковлев, Жукова, 1973; Yakovlev, Zhukova, 1980). Иными словами, речь идет о возможной таксоноспецифичности признака хлорофиллоносности зародыша. Вопрос о таксономическом ранге этого признака остается предметом дальнейших исследований.

Очень интересным оказалось исследование сем. *Polygonaceae* в отношении распространения в нем феномена хлорофиллоносности зародыша. Изученные нами представители этого семейства, включая 6 видов рода *Polygonum*, относятся к лейкоэмбриофитам (Жукова, 1968, 1988; Яковлев, Жукова, 1973). Согласно же некоторым литературным данным, зародыши *P. salsugineum* (Янишевский, 1927) и *P. aviculare* s. l. (Marek, 1954) являются хлорофиллоносными; эти факты, казалось, противоречат приведенному выше положению о том, что виды одного рода не различаются по признаку хлорофиллоносности зародыша, однако совсем другие результаты дало привлечение одной из последних таксономических обработок сем. *Polygonaceae* (Цвелев, 1996) к обсуждаемым данным (табл. 2). Оказалось, что все представители подавляющего большинства исследованных родов семейства являются лейкоэмбриофитами. К хлороэмбриофитам относятся только 2 вида, и оба они принадлежат роду *Polygonum* s. l. Таким образом, и в этом случае признак хлорофиллоносности зародыша подтверждает правомерность пересмотра объема сем. *Polygonaceae* с уточнением его внутрисемейственной таксономии.

В связи с имеющимися материалами по сем. *Polygonaceae* важно остановиться еще на одном аспекте проблемы хлорофиллоносности зародыша. Мы уже отмечали ранее, что для выявления признака хлорофиллоносности зародыша нельзя ограничиваться исследованием только зрелых семян. Это вызвано тем, что зародыш большинства хлороэмбриофитов обесцвечивается или приобретает желтоватый оттенок при созревании семени и впадении его в состояние покоя (Жукова, 1968, 1993, 1998; Яковлев, Жукова, 1973), хотя известны и хлороэмбриофиты, сохраняющие хлорофилл в зародыше покоящихся семян. К ним относится и хлороэмбриофит *Polygonum salsugineum*, в зародыше которого хлорофилл начинает исчезать лишь после прорастания семени (Янишевский, 1927). Согласно нашим наблюдениям, у ряда лейкоэмб-

ТАБЛИЦА 1

Константность признака хлорофиллоносности зародыша

Алфавитный список семейств, родов и видов, исследованных по признаку хлорофиллоносности зародыша	Признак	Цитирование данных о наличии признака в работах нескольких авторов
Aceraceae		
Acer pseudoplatanus L.	+	Flahault, 1879; Netolitzky, 1926
Amaryllidaceae		
Haemanthus katharinae Baker	+	Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (бот. сад Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, оранжереи); Ryczkowski, Szewczyk, 1973
Anacardiaceae		
Pistacia vera L.	+	Васильченко, 1936; Vaughan, 1970
Asclepiadaceae		
Vincetoxicum scandens Somm. et Levier. (=*Antitoxicum scandens* (Somm. et Levier.) Pobed.).	+	Яковлев, Жукова, 1973; Николаева* (Луганская обл.)
Asteraceae		
Carthamus tinctorius L.	–	Яковлев, Жукова, 1973 (Ленинградская обл.); Browse, Slack, 1985
Brassicaceae		
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	+	Mansfield, Briarty, 1991; Rodkiewicz et al., 1994
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	+	Жукова, 1968; Schulz, Jensen, 1968; Rodkiewicz et al., 1994
Cardaria draba (L.) Desv. (=*Lepidium draba* L.)	+	Яковлев, Жукова, 1973 (окрестности Никитского бот. сада Украины); Николаева* (Луганская обл.)
Lunaria annua L.	+	Яковлев, Жукова, 1973; Ryczkowski, Szewczyk, 1975
Sinapis arvensis L.	+	Жукова, 1968; Wanner et al., 1981
Caryophyllaceae		
Stellaria media (L.) Vill.	–	Жукова 1968 (Никитский бот. сад); Rodkiewicz et al., 1994
Celastraceae		
Euonymus europaea L.	+	Lubbock, 1892; Яковлев, Жукова, 1973 (Никитский бот. сад)
Colchicaceae		
Colchicum umbrosum Stev.	–	Жукова, 1988 (Никитский бот. сад); Оганезова, 1993
Convolvulaceae		
Ipomoea purpurea (L.) Roth (=*Pharbitis purpurea* (L.) Voigt)	+	Жукова, 1968 (*P. purpurea* — бот. сад БИН РАН); Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (*Ipomoea purpurea* — Луганская обл.)
Fabaceae		
Mimosoideae		
Acacia auriculiformis A. Cunn.	+	Яковлев, Жукова, 1973 (Богорский бот. сад, Индонезия); Corner, 1951
Adenanthera pavonina L.	+	Яковлев, Жукова, 1973 (Богорский бот. сад, Индонезия); Corner, 1951
Faboideae		
Astragalus hamosus L.	+	Яковлев, Жукова, 1973 (Никитский бот. сад)
Astragalus sp.	+	Flahault, 1879
Caragana arborescens Lam.	+	Lubbock, 1892; Жукова, 1968 (бот. сад БИН РАН)
Chrysaspis campestris (Schreb.) Desv. (=*Trifolium campestre* Schreb.)	+	Яковлев, Жукова, 1973 (окрестности Никитского бот. сада); Николаева* (Луганская обл.)

Алфавитный список семейств, родов и видов, исследованных по признаку хлорофиллоносности зародыша	Признак	Цитирование данных о наличии признака в работах нескольких авторов
Lablab purpureus (L.) Sweet (=*Dolichos lablab* L.)	+	Жукова, 1968 (бот. сад БИН РАН); Palanisamy, Vivekanandan, 1985
Laburnum anagyroides Medik.	+	Жукова, 1988 (Никитский бот. сад); Ryczkowski, Szewczyk, 1975
Phaseolus lunatus L.	+	Magruder, Wester, 1941; Klein, Pollock, 1968
P. vulgaris L.	+	Öpik, 1968; Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (Луганская обл.); Whatley, Price, 1983
Pisum sativum L.	+	Поддубная-Арнольди, 1952; Toyoda, 1959; Bain, Mercer, 1966; Жукова, 1968; Marinos, 1970
Vicia sativa L.	+	Поддубная-Арнольди, 1952; Яковлев, Жукова, 1973 (окрестности Никитского бот. сада)
V. sepium L.	+	Яковлев, Жукова, 1973 (окрестности Никитского бот. сада); Николаева* (Луганская обл.)
Geraniaceae		
Erodium cicutarium (L.) L'Hér.	+	Жукова, 1968 (Ленинградская обл.; окрестности Никитского бот. сада)
Geranium pratense L.	+	Lubimenko, 1906; Жукова, 1968 (бот. сад БИН РАН); Николаева* (Луганская обл.)
G. sanguineum L.	+	Lubbock, 1892; Николаева* (Луганская обл.); Жукова, 1985 (Никитский бот. сад)
Pelargonium zonale Ait.	+	Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (Луганская обл.), культ.; Khera Paramjit, Tilney-Bassett, 1976
Linaceae		
Linum usitatissimum L.	+	Поддубная-Арнольди, 1952; Кантор, 1955; Preťová, 1977; Wanner et al., 1981; Browse, Slack, 1985
Malvaceae		
Alcea rosea L.	+	Жукова, 1968 (бот. сад БИН РАН); Камалова, Абуховская, 1986
Althaea officinalis L.	+	Жукова, 1968 (Никитский бот. сад); Камалова, Абуховская, 1986
Gossypium hirsutum L.	−	Engleman, 1966; Whatley, Price, 1983
Hibiscus syriacus L.	+	Жукова, 1968 (Никитский бот. сад); Камалова, Абуховская, 1986
Lavatera thuringiaca L.	+	Жукова, 1968 (бот. сад БИН РАН); Николаева* (Луганская обл.); Камалова, Абуховская, 1986
L. trimestris L.	+	Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (Луганская обл.); Камалова, Абуховская, 1986
Malope trifida Cav.	+	Яковлев, Жукова, 1973 (бот. сад БИН РАН); Камалова, Абуховская, 1986
Malva sylvestris L.	+	Жукова, 1988 (Никитский бот. сад); Камалова, Абуховская, 1986
Nelumbonaceae		
Nelumbo nucifera Gaertn.	+	Жукова, 1968 (Астраханский заповедник; Сухумский бот. сад Грузии; бот. сад БИН РАН, оранжереи)
Plantaginaceae		
Plantago lanceolata L.	−	Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (Луганская обл.); Жукова, ориг. (Ленинградская обл.)
Rosaceae		
Chaenomeles japonica (Thunb.) Lindl.	−	Жукова, 1968 (Батумский и Сухумский бот. сады Грузии)
Laurocerasus lusitanica Roem.	−	Жукова, 1968 (Никитский и Сухумский бот. сады)

Алфавитный список семейств, родов и видов, исследованных по признаку хлорофиллоносности зародыша	Признак	Цитирование данных о наличии признака в работах нескольких авторов
Photinia serrulata Lindl.	–	Жукова, 1968 (Никитский и Сухумский бот. сады)
Rhaphiolepis umbellata Makino	+	Toyoda, 1961; Жукова, 1968 (бот. сад БИН РАН, оранжереи)
Rubiaceae		
Galium aparine L.	–	Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (Луганская обл.); Жукова, ориг. (окрестности Никитского бот. сада)
Rutaceae		
Citrus limon (L.) Burm.	+	Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 (Крымская обл.); Whatley, Price, 1983
Staphyleaceae		
Staphylea pinnata L.	+	Lubbock, 1892
Staphylea sp.	+	Жукова, ориг. (семена из коллекции М. С. Яковлева, Богорский бот. сад, Индонезия)
Styracaceae		
Styrax obassia Sieb. et Zucc.	–	Жукова, 1968 (Батумский и Сухумский бот. сады)
Theaceae		
Thea sinensis L.	–	То же
Violaceae		
Viola tricolor L.	+	Flahault, 1879; Николаева* (Луганская обл., культ.); Жукова, ориг. (Ленинградская обл., культ.)
Viscaceae		
Viscum album L.	+	Flahault, 1879; Tubeuf, 1923

Примечание. Список приводится из нашей базы данных (Жукова, 1968, 1988; Яковлев, Жукова, 1973; Yakovlev, Zhukova, 1980). Семейства даны по классификации А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997). В случае *Fabaceae* виды приведены в алфавитном порядке в пределах подсемейств. «+» и «–» — наличие (+) или отсутствие (–) признака. По возможности указаны места сбора материала. «*» — ссылка на неопубликованные материалы Е. С. Николаевой, любезно предоставленные ею в 1969 г. для включения в базу данных по обсуждаемому признаку; бóльшая часть из них (260 видов) была опубликована в списке исследованных видов (Яковлев, Жукова, 1973) под символом (Е. Н.), а в таблице приводятся ссылки на те виды, которые не были включены в указанную публикацию, так как данные по признаку хлорофиллоносности их зародыша уже не были приоритетными, поскольку были получены нами ранее по материалам сборов в Никитском бот. саду и его окрестностях в 1965 г. и в других указанных в таблице местах сбора.

риофитов (например, у отдельных представителей сем. *Cucurbitaceae*), напротив, при прорастании семени, которое может начаться еще внутри плода, бесцветный зародыш трансформируется в хлорофиллоносный. Все эти факты свидетельствуют о том, что признак хлорофиллоносности зародыша (как и его бесхлорофилльности) может в известной мере служить маркером прерывания периода покоя семени и перехода его к прорастанию. Дело усложняется, однако, дискуссионностью определения таких понятий, как, например, «зрелое семя», чрезвычайным разнообразием типов прорастания семени и другими обстоятельствами. Очень показателен в этом отношении пример с одним из представителей аралиевых — *Panax ginseng* C. A. Mey. (Грушвицкий, 1961). После отделения семени от материнского организма при его дозревании в процессе подготовки к прорастанию происходит, по данным И. В. Грушвицкого (1961), дальнейшая дифференциация зародыша на органы. В таком семени, находящемся на почве, в конце концов наблюдается позеленение зачатка тройчатого листа. Остается только удостовериться, «дозревание» ли это семени или разновид-

ТАБЛИЦА 2

Признак хлорофиллоносности зародыша у представителей семейства *Polygonaceae*

Алфавитный список исследованных родов и видов по собственным (Жукова, 1968; Яковлев, Жукова, 1973) и литературным данным	Наличие (+) или отсутствие (–) признака
Aconogonon coriarium (Grig.) Soják (=*Polygonum coriarium* Grig.)	–
Bistorta elliptica (Willd. ex Spreng.) Kom. (=*Polygonum nitens* Fisch. et C. A. Mey.)	–
Brunnichia cirrhosa Gaertn.* (Федотова, 1991)	–
Chylocalyx perfoliatus (L.) Hassk. ex Miq. (=*Polygonum perfoliatum* L.)	–
Fagopyrum esculentum Moench (=*Fagopyrum sagittatum* Gilib.) (Поддубная-Арнольди, 1952 — *F. esculentum*; Николаева в Яковлев, Жукова, 1973 — *F. sagittatum*)	–
Fallopia convolvulus (L.) A. Löve *(=Polygonum convolvulus)* (Николаева в Яковлев, Жукова, 1973)	–
Oxyria digyna (L.) Hill	–
Persicaria amphibia (L.) S. F. Gray (=*Polygonum amphibium* L.) (Николаева в Яковлев, Жукова, 1973)	–
Polygonum aviculare L. s. l. (Marek, 1954)	+
P. salsugineum Bieb.* (Янишевский, 1927)	+
Reynoutria japonica Houtt. (=*Polygonum cuspidatum* Siebold et Zucc.)	–
Rheum rhabarbarum L. (=*Rheum undulatum* L.)	–
R. tataricum L. fil. (Николаева в Яковлев, Жукова, 1973)	–
Rumex acetosa L. (Николаева в Яковлев, Жукова, 1973)	–
R. acetosella L.	–
R. confertus Willd.	–

Примечание. «*» — виды, семена которых исследованы только в зрелом состоянии.

ность процесса прорастания. Дело в том, что при контакте семени с почвой в нем неизбежно инициируются процессы, относящиеся скорее к его прорастанию, чем к завершению развития и формирования зародыша семени. И потому возможность рассмотрения *P. ginseng* как хлороэмбриофита по причине позеленения зачатка листа почечки зародыша в семени, подготовленном, по словам автора, к прорастанию, представляется преждевременной. Связь признака хлорофиллоносности зародыша с особенностями прорастания семени — самостоятельная проблема, требующая отдельного рассмотрения.

Здесь же достаточно подчеркнуть лишь то, что для получения достоверных данных о наличии или отсутствии хлорофиллоносности зародыша у того или иного вида необходимы не только всестороннее исследование этого признака, но и корректность трактовки полученных результатов. В случаях перехода семени к прорастанию, подобных вышеприведенному, необходимы соответствующие комментарии, и только при таком условии признак хлорофиллоносности зародыша может быть использован для решения многих задач систематики и филогении.

Получает подтверждение и второе из приведенных выше положений о хлорофиллоносности зародыша, свойственной во многих случаях целым группам растений, объединенных в крупные таксономические единицы. Таковы семейства *Brassicaceae*, *Convolvulaceae*, *Dipsacaceae*, *Geraniaceae*, *Plumbaginaceae* и др. Хлороэмбриофитами являются и все исследованные до настоящего времени представители порядка *Fabales* (Жукова, 1998).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобовые Северной Евразии: Информационная система на компакт-диске. СПб., 1998. 1 компакт-диск (570 Мбт). Деп. в НТЦ «Информрегистр» 29.10.98, № 0229804660.

Васильченко И. Т. К вопросу о филогенетическом значении позеленения проростков в темноте // Сов. ботаника. 1936. № 1. С. 119—121.

Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. М.; Л., 1961. 46 с. (Комаровские чтения, 14).

Жукова Г. Я. Хлорофиллоносность зародыша у покрытосеменных растений: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 168 с.

Жукова Г. Я. Семейство *Geraniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae—Tremandraceae*. Л., 1985. С. 208—211.

Жукова Г. Я. Пластиды зародыша цветковых растений: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. Т. 1. 456 с.; Т. 2. 161 с.; Т. 3. 197 с.

Жукова Г. Я. Пластиды гамет и зародыша цветковых растений // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 18—35.

Жукова Г. Я. Хлорофиллоносность зародыша как признак для классификации цветковых растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Семя. СПб., 1997. Т. 2. С. 461—470.

Жукова Г. Я. Хлорофиллоносность зародыша // Бобовые Северной Евразии: Информ. система на компакт-диске. СПб., 1998. Деп. в НТЦ «Информрегистр» 29.10.98, № 0229804660.

Камалова Г. В., Абуховская А. П. Эмбриология видов семейства мальвовых. Ташкент, 1986. 128 с.

Камалова Г. В., Жукова Г. Я., Руми В. А. Семейство *Malvaceae*. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1983. С. 260—266.

Кантор Т. С. Об активности хлоропластов зародыша льна // Бюл. ГБС АН СССР. 1955. Вып. 29. С. 61—67.

Нарматов Б. Биология цветения и цитоэмбриология однолетних эспарцетов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1988. 20 с.

Оганезова Г. Г. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 9—23.

Поддубная-Арнольди В. А. Исследование зародышей у покрытосеменных растений в живом состоянии // Бюл. ГБС АН СССР. 1952. Вып. 14. С. 3—12.

Федотова Т. А. Семейство *Polygonaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. Двудольные. Л., 1991. С. 83—94.

Цвелев Н. Н. Семейство *Polygonaceae* // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 98—157.

Яковлев М. С., Жукова Г. Я. Явление хлорофиллоносности зародыша, его распространение среди покрытосеменных и возможное значение // Тез. докл. Межвуз. совещ. по проблемам морфологии растений. М., 1968. С. 347—348.

Яковлев М. С., Жукова Г. Я. Хлороэмбриофиты и лейкоэмбриофиты // Тез. докл. IV Москов. совещ. по филогении растений. М., 1971. С. 53—55.

Яковлев М. С., Жукова Г. Я. Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем (хлоро- и лейкоэмбриофиты). Л., 1973. 100 с.

Янишевский Д. Е. К характеристике *Polygonum salsugineum* M. B. и гетерокарпия у р. *Polygonum* секции *Avicularia* Meisn. // Изв. Саратов. о-ва естествоисп. 1927. Т. 2. Вып. 1. С. 16—29.

Bain J. M., Mercer F. V. Subcellular organization of the developing cotyledons of *Pisum sativum* L. // Austral. J. Biol. Sci. 1966. Vol. 19. N 1. P. 49—67.

Browse J., Slack C. R. Fatty-acid synthesis in plastids from maturing sunflower and linseed cotyledons // Planta. 1985. Vol. 166. N 1. P. 74—80.

Casadoro G., Rascio N. Cotyledonal chloroplasts in the hypogeal seeds of clementine // Planta. 1987. Vol. 170. N 3. P. 300—307.

Corner E. J. H. The leguminous seed // Phytomorphology. 1951. Vol. 1. N 1—2. P. 115—150.

Dahlgren R. The taxonomic significance of chlorophyllous embryos in angiosperm seeds // Bot. Notiser. 1980. Vol. 133. N 3. P. 337—341.

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T. The monocotyledons. A comparative study. London; New York; Paris et al. 1981. 378 p.

Dahlgren R., Thorne R. F. The order *Myrtales*: circumscription, variation, and relationships // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 71. N 3. P. 633—699.

Engleman E. M. Ontogeny of aleurone grains in cotton embryo // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 3. P. 231—237.

Flahault M. Ch. Sur la présence de la matière verte dans les organes actuellement soustraits a l'influence de la lumière // Bull. Soc. Bot. France. 1879. T. 26. P. 249—255.

Jonsson L. A monograph of the genus *Microcoelia* (*Orchidaceae*) // Acta Univ. upsal. Symb. Bot. Upsaliensis. 1981. Vol. 23. N 4. 151 p.

Khera Paramjit K., Tilney-Bassett R. A. E. Fine structural observations of embryo development in *Pelargonium* × *hortorum* Bailey: with normal and mutant plastids // Protoplasma. 1976. Vol. 88. N 1. P. 7—23.

Klein S., Pollock B. M. Cell fine structure of developing lima bean seeds related to seed desiccation // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 6. Pt 1. P. 658—672.

Lubbock F. A. Contribution to our knowledge of seedlings. London, 1892. T. 1. 608 p.; T. 2. 646 p.

Lubimenko W. Etude spectroscopique des pigments verts des graines mures // C. R. Acad. Sci. Paris. 1906. N 38560. P. 1—4.

Magruder R., Wester R. E. Green cotyledon, a new character in the mature lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1941. Vol. 38. P. 581—584.

Mansfield S. G., Briarty L. G. Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. N 3. P. 461—476.

Marek S. Morphological and anatomical features of the fruits of genera *Polygonum* L., *Rumex* L. and keys for their determination // Monogr. Bot. (Warszawa). 1954. Vol. 2. P. 77—161.

Marinos N. C. Embryogenesis of the pea (*Pisum sativum*). I. The cytological environment of the developing embryo // Protoplasma. 1970. Vol. 70. N 3-4. P. 261—279.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. 1926. Bd 10. 364 S.

Öpik H. Development of cotyledon cell structure in ripening *Phaseolus vulgaris* seeds // J. Exper. Bot. 1968. Vol. 19. N 58. P. 64—75.

Palanisamy K., Vivekanandan M. Formation of chloroplast pigments in the chloroembryo of *Dolichos lablab* L. // Photosynthetica. 1985. Vol. 19. N 2. P. 172—176.

Preťová A. Pigments in young embryos of *Linum usitatissimum* L. // Photosynthetica. 1977. Vol. 11. N 2. P. 217—219.

Rodkiewicz B., Fyk B., Szczuka E. Chlorophyll and cutin in early embryogenesis in *Capsella*, *Arabidopsis* and *Stellaria* investigated by fluorescence microscopy // Sex. Plant Reprod. 1994. Vol. 7. P. 287—289.

Ryczkowski M., Szewczyk E. Photosynthesis in the developing embryo of *Haemanthus katherinae* Bak. (monocotyledonous plant) // Bull. Acad. Polon. Sci. 1973. Vol. 21. N 10. P. 695—699.

Ryczkowski M., Szewczyk E. Further research on the photosynthesis in the green developing embryos (dicotyledonous plants) // Z. Pflanzenphysiol. 1975. Bd 75. N 2. S. 175—180.

Schulz R., Jensen W. A. *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 7. P. 807—819.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Toyoda K. On the chlorophylls in some angiospermous seeds // Bot. Mag. Tokyo. 1959. Vol. 72. N 850. P. 159—168.

Toyoda K. Changes in ascorbic acid content in plumules of *Nelumbo nucifera* during maturation of the fruit // Bot. Mag. Tokyo. 1961. Vol. 74. N 871. P. 28—29.

Tubeuf K. F. von. Monographie der Mistel (*Viscum album*). München; Berlin, 1923. 832 S.

Vaughan J. G. The structure and utilization of oil seeds. London, 1970. 279 p.

Wanner G., Formanek H., Theimer R. R. The ontogeny of lipid bodies (spherosomes) in plant cells. Ultrastructural evidence // Planta. 1981. Vol. 151. N 2. P. 109—123.

Whatley J. M., Price D. N. Do lemon cotyledons green in the dark? // New Phytol. 1983. Vol. 94. N 1. P. 19—27.

Yakovlev M. S. Embryogenesis and some problems of phylogenesis // Rev. Cytol. et Biol. végét. 1969. T. 32. P. 325—330.

Yakovlev M. S., Zhukova G. Ya. On the presence of chlorophyll in embryos of angiosperm seeds // Form, structure and function in plants. Prof. B. M. Johri Commem. vol. India, Nauchandi, Meerut, 1975. P. 223—229.

Yakovlev M. S., Zhukova G. Ya. Chlorophyll in embryos of angiosperm seeds, a review // Bot. Notiser. 1980. Vol. 133. N 3. P. 323—336.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XI 1999

SUMMARY

The results of further investigation chloroembryophytes within the flowering plants are presented. A databank on the occurrence (or absence) of chlorophyll in embryos of more than 1500 species is created. This bank is based on the original data and critical analysis of the literature. A considerable part of this material is presented in a number of publications. The data on embryos in developing seeds have been also taken into consideration. The data obtained enable us to believe that this unique character is constant. New examples confirming specificity of this attribute for certain genera, families and even orders are given. A list of achlorophyllous and chlorophyllous embryos among investigated members of the *Polygonaceae* is given. These results support the resent Tsvelev's reconsider of intrafamily subdivision of this family in Eastern Europe flora.

УДК 581.9 (479)

© Н. Н. Портениер

МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ФЛОРЫ КАВКАЗА

N. N. PORTENIER. METHODICAL ASPECTS OF THE ELABORATION OF GEOGRAPHICAL ELEMENTS IN CAUCASIAN FLORA

Обсуждаются методические вопросы выделения географических элементов флоры и отнесения видов к тем или иным геоэлементам. За основу принят подход, базирующийся на концепции фитохорионов, на принципе соответствия распространения видов выделам флористического районирования. При этом подходе полагается, что географические элементы — это характерные представители флоры и растительности того или иного фитохориона, на территории которого они находят оптимум жизненных условий и имеют основную часть своих ареалов.

Ключевые слова: географические элементы флоры, фитохорионы, флористическое районирование, классификация ареалов, Кавказ.

Неотъемлемой составляющей анализа флоры является выделение географических элементов, т. е. подразделение исследуемой флоры на группы видов, имеющих сходное распространение. При этом выделение географических элементов флоры и разработка их системы не являются самоцелью, это вспомогательные исследования, направленные на создание инструмента, позволяющего не только выявить собственно географические закономерности распространения видов, флор, характерные фитогеографические особенности той или иной флоры, но и при вдумчивом использовании высветить некоторые моменты ее истории. Кроме того, система географических элементов — это определенный уровень обобщения и систематизации наших знаний о географическом распространении видов растений, и она, как и любая другая система, служит для хранения и поиска информации. Однако, как справедливо отмечают Б. А. Юрцев, Р. В. Камелин (1991), в области классификации ареалов, в выделении географических элементов царит невероятный разнобой.

Классификация ареалов всех кавказских видов была разработана А. А. Гроссгеймом (1936). Им выделено 7 типов ареалов, которые подразделены на 18 классов и 74 группы (основные и переходные). По мнению Гроссгейма, основные подразделения ареалов отражают не только географическую, но и экологическую сущность ареалов и являются выражением генезиса флоры. Эти положения, их категоричность во многом справедливо критиковались Ю. Д. Клеоповым (1990), который оценил систему ареалов Гроссгейма как преждевременную, в основном декларативную попытку установления синтетических флористических элементов. Мне представляется, Гроссгейм не пытался установить синтетические элементы, большинство выделяемых им единиц классификации ареалов не являются синтетическими, многие из них, наоборот, явно односторонни, а вот подход к созданию системы ареалов может быть в целом охарактеризован как синтетический, так как автор стремился при выделении «географических типов» учитывать не только чисто географические особенности современного распространения видов, но и их экологию, происхождение (в географическом смысле), а также историю флор; другими словами, им сделана попытка классифицировать не только формы ареалов, но и их содержание, т. е. не столько ареалы, как таковые, а виды по характеру их распространения. Именно благодаря синтетическому подходу к классификации ареалов ему удалось выявить

многие группы ареалов, которые принимаются современными исследователями практически без изменений.

Существенными недостатками системы ареалов, предложенной Гроссгеймом, являются ее противоречивость, нелогичность, невыдержанность единых принципиальных позиций. Выделение подразделений ареалов даже внутри одного иерархического уровня проводилось им на основе превалирования разных принципов. Так, одни типы, классы и группы ареалов установлены на основе географической зональности (бореальный, степной, пустынный типы) или выделов ботанико-географического районирования (кавказский тип, класс и группа; средиземноморский, центральноазиатский, туранский, гирканский и другие классы и группы), другие — исходя из экологической и формационной принадлежности (ксерофильный тип, литоральные, горные, лесные группы), третьи — по историческому принципу (древний (третичный) лесной тип, малоазийская древняя группа), что привело к нелогичности построения системы в целом, неравноценности групп в пределах одного ранга, к выделению многих несущественных подразделений ареалов. Но благодаря тому, что при классификации ареалов Гроссгейм практически руководствовался концепцией фитохорионов, опирался на идеи и разработки A. Eig (1931), ему удалось правильно выявить большинство основных групп ареалов кавказской флоры, что характеризует его как замечательного фитогеографа, флориста, умевшего видеть повторы географических фактов в разных систематических группах, сумевшего уловить фитогеографические закономерности, нащупать группы, типы в огромном разнообразии ареалов. Тем не менее приходится констатировать, что в целом классификация ареалов, предложенная Гроссгеймом, в значительной мере устарела, во многом не соответствует современным достижениям фитогеографии и систематики и давно перестала удовлетворять потребностям исследователей кавказской флоры. Практическое применение системы Гроссгейма другими исследователями затруднялось и ее некоторой громоздкостью, наличием многих несущественных, близких между собой групп ареалов зачастую при отсутствии четких критериев их выделения и разграничения; не удовлетворяла и сама логика построения системы ареалов. Кроме того, исследователям отдельных региональных кавказских флор необходимо было выделение иных мелких групп ареалов для отражения частных географических закономерностей, свойственных именно флорам изучаемых территорий.

Все это привело к тому, что каждый исследователь создавал свои классификационные системы ареалов для флор изучаемых регионов, но при этом в той или иной степени опираясь на систему Гроссгейма, модифицируя ее для своих конкретных целей, как, например, это имеет место в работах Н. И. Рубцова с соавт. (1979) по флоре Крыма и А. И. Галушко (1976) по флоре западной части Центрального Кавказа. Более оригинальные системы предложены Р. И. Гагнидзе, М. А. Иванишвили (1975а, б), А. А. Сагателян (1997). Эти системы интересны прежде всего значительной детализацией. Так, например, в системе, предложенной Сагателян (1997) для флоры Армении, разработана дробная классификация армено-иранских и ирано-туранских видов, в системе грузинских ботаников есть интересные идеи относительно подразделения эвксинских и кавказских видов. Надо отметить, что кавказские ботаники по крайней мере в выделении высших единиц классификации ареалов, подразделений географических элементов флор в той или иной мере базируются на принципе соответствия распространения видов выделам ботанико-географического (фористического) районирования, исходят из концепции фитохорионов, поэтому понимание многих подразделений ареалов особенно высокого ранга (типы, классы ареалов) более или менее стабилизировалось; варьирование связано в основном с принятием разных схем ботанико-географического районирования, с недостаточной разработанностью флористического районирования на уровне провинций и ниже и с тем, что авторы часто отходят от соблюдения принципа сопоставления распространения видов с границами фитохорионов, являющегося ориентиром, компасом в море ареалов. И если для выделения низших единиц классификации ареалов такое отступление иногда, вероятно, целесообразно, то для установления хориономических географических элементов флоры — вряд ли оправдано.

В результате сложилась ситуация, когда одни и те же виды у разных исследователей считаются различными географическими элементами, относятся к разным группам ареалов, а под одним и тем же названием географических элементов, групп ареалов скрывается иное их понимание. Если к этому прибавить, что разными авторами используются принципиально разные схемы ботанико-географического районирования, разный объем понимания видов, то картина вырисовывается далеко не самая оптимистичная. Данные разных исследователей часто не сопоставимы между собой, затруднено использование результатов анализа региональных кавказских флор для сравнения их между собой и с флорами соседних регионов.

Отсутствие единой современной системы географических элементов флоры Кавказа в значительной мере сдерживает дальнейшее развитие фитогеографических исследований. Разработка системы геоэлементов весьма актуальна сейчас и в связи с созданием «Конспекта флоры Кавказа». Флористические сводки такого уровня в еще большей степени служат базами для сравнительного географического анализа флор, если в них информация о распространении видов представлена в упорядоченной, пригодной для проведения анализа форме. Первой или одной из первых в мировой практике крупной «Флорой», в которой общее распространение видов систематизировано и представлено в форме «географических типов», является 2-е издание «Флоры Кавказа» Гроссгейма (1939—1967). Также и во «Flora of Turkey» (1965—1988) наряду с данными об общем распространении для многих видов и подвидов указано, какими географическими элементами они являются. Это выгодно отличает названные сводки от других аналогичных изданий.

Следует отметить, что тенденция обращения к системам географических элементов имеет место не только во «Флорах». Все чаще систематики в своих исследованиях приходят к необходимости использования геоэлементов для выявления географических закономерностей при изучении таксономических групп: А. К. Скворцов (1966) — *Salix* L., В. Е. Аветисян (1985) — *Brassicaceae*, Ю. Л. Меницкий (1986, 1992) — *Lamiaceae*, М. Э. Оганесян (1996) — *Campanulaceae*, Н. Н. Портениер (1997а, б, в) — *Carduus* L., А. Л. Буданцев (1998) — *Verbascum* L.

Надеюсь, что предпринятая разработка единой системы географических элементов кавказской флоры найдет применение не только у флористов, но окажется полезной и систематикам, будет способствовать тому, что создаваемый трудами многих ботаников «Конспект флоры Кавказа» по своей фитогеографической информативности, по уровню обобщения и систематизации знаний о географическом распространении видов займет одно из ведущих мест в ряду аналогичных современных флористических сводок.

Среди фитогеографов нет единого подхода в определении и классификации географических элементов. Для выделения географических элементов такой богатой по составу видов и разнообразной по типам ареалов флоры, какой является флора Кавказа, наиболее приемлем подход, базирующийся на концепции фитохорионов, на принципе соответствия распространения видов выделам ботанико-географического (флористического) районирования. Именно такой подход, впервые четко сформулированный J. Braun-Blanquet (1919, 1923) и Eig (1931), и является собственно флористическим. Мною понятие «географический элемент» связывается с фитохорионами различных рангов — как с провинциями, областями, так и с подцарствами и царствами, но тем не менее основным, узловым для нас остается элемент в классическом понимании, т. е. элемент фитогеографической области. В терминологии, предложенной Юрцевым, Камелиным (1991), принимаемые мною географические элементы являются хорииномическими географическими элементами, они соотносятся между собой так же, как и фитохорионы, с которыми они связаны, т. е. повторяют их иерархическое положение в системе ботанико-географического районирования Земли. В связи с этим не возникает острой необходимости в иерархическом подразделении элементов на типы элементов (собственно элементы, субэлементы и т. п.) по соотнесению их с областями, провинциями и другими иерархическими категориями фитогеографического районирования. Кроме того, при данном подходе

полагается, что географический элемент того или иного фитохориона — это и совокупность видов, составляющих специфичное ядро флоры этого фитохориона, являющихся характерным компонентом специфичных (т. е. определяющих индивидуальность данного фитохориона) формаций растительности. Географические элементы — это характерные представители флоры и растительности того или иного фитохориона, на территории которого они находят оптимум жизненных условий и имеют основную часть своего ареала.

Таким образом, одним из основных вопросов, на который следует найти ответ при отнесении вида к тому или иному географическому элементу, есть вопрос о том, элементом, составной частью какой флоры, флоры какого фитохориона является данный вид. При этом важно иметь в виду, что если считать значимой флору любого контура, то флор, равно как и геоэлементов, может быть выделено практически бесконечное множество; поэтому при подходе, которому следуем мы, принимаются в расчет лишь флоры фитохорионов, т. е. региональные естественные флоры в понимании Юрцева (1982), Юрцева, Камелина (1991).

Отражением распределения флор по земной поверхности является флористическое районирование. В качестве практической основы для системы геоэлементов кавказской флоры мною принято современное флористическое районирование Земли, изложенное в работах А. Л. Тахтаджяна (1978; Takhtajan, 1986), с некоторыми изменениями, которые оговариваются в каждом конкретном случае, и учетом новейших достижений в этой области. Фрагмент системы фитохорионов Палеарктики, на базе которых непосредственно строятся номенклатура и иерархия географических элементов кавказской флоры, выглядит следующим образом.

Голарктическое царство
- *Бореальное подцарство*
  - *Циркумбореальная область*
    - *Кавказско-Европейская подобласть*
      - *Кавказская провинция*
      - *Эвксинская провинция*
      - *Крымско-Новороссийская провинция*
    - *Понтическо-Южносибирская подобласть*
      - *Понтическая провинция*
- *Древнесредиземноморское подцарство*
  - *Средиземноморская область*
    - *Восточносредиземноморская провинция*
  - *Ирано-Туранская область*
    - *Западноазиатская подобласть*
      - *Центральноанатолийская провинция*
      - *Армено-Иранская провинция*
      - *Гирканская провинция*
      - *Туранская провинция*
    - *Центральноазиатская подобласть*
- *Восточноазиатское (Катазийское) подцарство*

При решении вопросов о признании тех или иных фитохорионов, о их границах, о следовании тем или иным схемам ботанико-географического районирования существенными моментами являются: оценка их обоснованности, логичности, выдержанности с единых принципиальных позиций и учет того, что районирование — это не просто классификация различных пространственно-выраженных природных явлений, но подразделение земной поверхности на сопоставимые друг с другом территориальные единицы. Причем каждая единица флористического районирования должна представлять единое целостное пространство, которое может быть очерчено на карте одной непрерывной линией (Толмачев, 1974). Тогда как наличие переходных зон, их мозаика в большей степени учитываются и, по возможности, отражаются в системе географических элементов, в том числе и путем выделения групп связующих видов. При отнесении тех или иных территорий к тем или иным фитохорионам исходным положением является то, что ботанико-географическая область выделяется на основании как ее флористических особенностей и эндемизма, так и всего комплекса характерных типов растительности и характеризуется господством определенного

типа растительности на плакорах или в нижнем поясе гор, а также закономерностями распространения других формаций, типом поясности, флористическим составом эдификаторов (Grisebach, 1872; Engler, 1879—1882; Braun-Blanquet, 1928; Eig, 1931; Good, 1947, 1965; Лавренко, 1950, 1958; Камелин, 1973, 1990; Тахтаджян, 1978; Исаченко, Лавренко, 1980). Не следует разные высотные пояса одной горной системы относить к разным фитохорионам. При решении вопроса о месте горных территорий в системе ботанико-географического районирования за основу берется тип высотной поясности, учитываются наличие и особенности всех высотных поясов при решающей роли растительного покрова нижнего пояса, на что указывал еще A. Engler (1914). Так, например, главной отличительной чертой Средиземноморской области (определяющей и характернейшей ее особенностью с позиций ботанико-географического районирования) является наличие пояса вечнозеленых дубовых лесов (Candolle, 1855; Boissier, 1867; Grisebach, 1872; Engler, 1879—1882; Малеев, 1940; Rikli, 1943—1948; Лавренко, 1958; Zohary, 1962, 1973; Грацианский, 1971; Гребенщиков, 1974; Тахтаджян, 1978; Исаченко, Лавренко, 1980; Ehrendorfer, 1983; Меницкий, 1984, и др.). Основными климаксовыми формациями нижнего пояса Средиземноморской области являются вечнозеленые склерофильные дубовые и дубово-сосновые леса (*Quercus ilex* L., *Q. coccifera* L., *Q. suber* L., *Pinus brutia* Ten., *P. halepensis* Miller, *P. pinea* L.), фриганоидная растительность и ксерофитные кустарниковые сообщества (маквис), развивающиеся на месте уничтоженных лесов. Наличие этой растительности и определяет собственно Средиземноморскую область. Выше в горах Средиземноморья располагается так называемый горно-средиземноморский пояс, в котором преобладают леса из листопадных дубов (обычно *Quercus pubescens* Willd., *Q. cerris* L.), еще выше доминируют широколиственные леса среднеевропейского типа (из бука, каштана, листопадных дубов) и далее — хвойные леса, субальпийские кустарники и высокогорные луга местами с фрагментами фриганы. Растительность Крымско-Новороссийской, а тем более Эвксинской и Кавказской провинций имеет существенно иной облик: здесь собственно средиземноморский пояс вечнозеленых жестколистных лесов отсутствует, ввиду чего эти провинции, в том числе и Крымско-Новороссийская, не могут быть включены в состав Средиземноморской области в ее узком понимании. В нижнем поясе этих провинций имеются лишь отдельные представители средиземноморских формаций. Для нижнего пояса Эвксинской и Кавказской провинций характерно преобладание мезофитных листопадных широколиственных лесов, а в нижнем поясе Крымско-Новороссийской провинции господствуют можжевелово-дубовые леса (*Juniperus excelsa* Bieb., *Quercus pubescens*), участки сосновых лесов (*Pinus pallasiana* D. Don) и кустарниковые заросли типа «шибляка», местами встречаются сообщества *P. pityusa* Stev. Таким образом, нижний пояс Крымско-Новороссийской провинции аналогичен более высоко расположенному горно-средиземноморскому поясу Средиземноморской области, представляя его значительно обедненный средиземноморскими видами вариант. Кроме того, во флоре Крымско-Новороссийской провинции в целом преобладают бореальные виды, а собственно средиземноморские составляют лишь незначительную ее часть.

Крымско-новороссийская флора исторически тесно связана со средиземноморской, и многие виды крымско-новороссийского географического элемента являются средиземноморскими генетическими элементами; некоторые кавказские и эвксинские виды также являются дериватами средиземноморской флоры, однако поскольку хориономическое деление должно основываться на современной флоре, а не на ее истории (Тахтаджян, 1978), отнесение вида к тому или иному географическому элементу должно исходить из его современного, а не былого распространения. Вопрос о месте этих провинций в системе ботанико-географического районирования, о их границах не может считаться окончательно решенным; более обоснованно к его решению можно будет подойти на основе сравнительного географического анализа флор как провинций в целом, так и анализа флор отдельных районов (как спорных, так и типичных).

Важное место в решении этих и аналогичных вопросов должно быть уделено проблеме переходных зон между фитохорионами, которая весьма актуальна для

фитогеографии данного региона, находящегося в зоне контакта бореальных (как степных, так и лесных) и древнесредиземноморских (как средиземноморской, так и ирано-туранских) флор. В связи с этим оказываются весьма полезны хорологические представления F. White (1971, 1993), J. Léonard (1988, 1989) о региональных центрах эндемизма, региональных переходных зонах, региональной мозаике, которые используются нами не только при анализе распространения видов с целью установления, какими географическими элементами они являются, но и при решении вопроса об отнесении тех или иных территорий к тем или иным фитохорионам. Некоторые авторы, например H. Meusel с соавт. (1965—1992), придают Субсредиземноморью (в которое другие авторы (Гагнидзе, 1974; Гагнидзе, Иванишвили, 1975а, б; Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985) включают и бо́льшую часть Кавказа) статус подобласти в составе Макаронезийско-Средиземноморской области. Мною Субсредиземноморье не выделяется в качестве самостоятельного фитохориона, а рассматривается как региональная переходная зона между Средиземноморской и Циркумбореальной областями, для которой характерны наличие районов как с постепенными, так и с относительно более резкими переходами, мозаичное сочетание территорий с преобладанием средиземноморских видов и участков бореальных флор, что, например, наглядно показано в работе V. Stevanović (1996), посвященной анализу горных флор Балканского п-ова. На Кавказе, где взаимосвязаны флоры 3 областей, проблема переходных зон еще сложнее, чем в Южной Европе.

Применение для анализа флор системы географических элементов как достаточно гибкого инструмента, позволяющего до некоторой степени выходить за рамки принятой системы фитохорионов, дает возможность корректировать районирование, получать существенные аргументы в пользу тех или иных точек зрения о месте изучаемых флор в системе ботанико-географического районирования, о границах фитохорионов, позволяет выявить характерные, диагностические признаки флор фитохорионов. Гибкость системы географических элементов определяется не только доведением ее до уровня провинций, но и в значительной степени обеспечивается выделением групп связующих видов, т. е. видов, ареалы которых охватывают 2 фитохориона и более без явного предпочтения одного из них (сюда не входят виды, распространение которых выходит за пределы фитохориона в виде иррадиаций). При этом к связующим относятся как виды, широко распространенные в 2 фитохорионах и более, так и виды, ареалы которых тяготеют к региональным переходным зонам. Понятие о связующих видах используется для акцентирования внимания на крайней степени несовпадения ареала с тем или иным из принятых в данной системе фитохорионом. На практике для отражения степени совпадения (несовпадения) характера распространения видов с границами фитохорионов мною используются следующие градации: эндемичные виды, субэндемичные, иррадиирующие, связующие.

Термины «элемент» и «связующий вид» применяются в данной работе широко и универсально, первый подчеркивает соответствие, совпадение распространения вида с распространением флоры фитохориона, принадлежность только этой флоре, одной дискретной целостности, второй — несоответствие, несовпадение распространения с границами одного фитохориона, принадлежность двум и более фитохорионам, принадлежность некой невыявленной или менее выраженной целостности. Различия между этими понятиями во многих случаях условны. Так, например, выделяемые связующие виды провинций одной области при анализе флоры на уровне областей рассматриваются уже в качестве полноправного элемента этой области, т. е. все виды, ареалы которых охватывают 2 провинции и более, в тех или иных случаях могут переходить в разряд связующих видов, а виды, широко распространенные в 2 областях и более, по сути всегда могут рассматриваться как связующие; кроме того, и сама граница между иррадиирующими элементами и связующими видами часто весьма условна. Группы связующих видов мною включены в общую систему географических элементов, к ним формально, для краткости приложим термин «элемент», а их связующий характер отражается в наименовании, которое обычно составляется из

названий 2 фитохорионов; при этом место групп связующих видов с ареалами, «связывающими» 2 или более провинции одной области, не вызывает сомнений, тогда как место собственно связующих (межобластных) групп часто не бесспорно; это необходимо учитывать, руководствуясь конкретными целями анализа флоры.

Выделение связующих видов и отличие их от собственно элементов отдельных фитохорионов остается весьма субъективным. Существенные критерии, позволяющие более объективно различать данные категории, могут быть получены в результате анализа поведения видов на территориях разных провинций. Если вид довольно обычен в одной провинции, например Армено-Иранской, а в другой, например Кавказской, — тоже относительно широко распространен, но его обитание здесь приурочено к энклавам ирано-туранской флоры (например, *Astracantha aurea* (Willd.) Podlech в аридных котловинах Северного Кавказа), то несомненно это армено-иранский элемент. Гораздо сложнее обстоит дело, когда распространение вида приурочено к местообитаниям, о которых трудно сказать, для какой из провинций они более характерны. Сюда относятся прежде всего интерзональные экотопы, места с повышенным увлажнением, луга и т. п. Особенно большие трудности возникают при разграничении кавказских и эвксинских элементов, ибо набор местообитаний Кавказской и Эвксинской провинций весьма сходен. Во всех подобных случаях необходима детальная информация о характере распространения видов, их родственных связях, но часто такой информации либо нет, либо ее получение требует специальных времяемких затрат. На данном этапе работ в подобных случаях часто приходится довольно формально относить виды к связующим, исходя из общей конфигурации ареалов и имеющихся отрывочных сведений об их экологии и родстве. Многие из этих вопросов требуют проведения специальных исследований.

Практически работа по отнесению видов к тому или иному географическому элементу проводится в следующем порядке. Как можно полнее собирается информация об общем распространении вида; выявленный общий ареал вида соотносится с выделами ботанико-географического районирования. Для некоторых видов, границы ареалов которых более или менее хорошо совпадают с границами фитохорионов, этого анализа обычно бывает достаточно, однако ареалы многих видов и даже центры их обилия не совпадают с границами фитохорионов. Тогда проводится более глубокий анализ характера распространения вида, его поведения в разных частях ареала, привлекается информация о конкретных местонахождениях вида, его экологическая и фитоценотическая приуроченность в разных частях ареала, роль в сложении характерных и специфических растительных сообществ тех или иных фитохорионов, учитываются также энклавы фитохорионов, эксклавы ареалов; важное место при этом, особенно при нехватке информации о детальном распространении вида вне Кавказа, отводится изучению его распространения по территории Кавказа (на которой кроме Кавказской провинции представлены участки по крайней мере еще 6 провинций). Информация о поведении вида, его приуроченности к тем или иным районам Кавказа и отсутствии в других часто позволяет компенсировать недостаток данных о характере распространения вида в других частях его ареала, дает возможность более или менее обоснованно отнести его к тому или иному геоэлементу. В некоторых случаях бывает необходимо прибегнуть к анализу родственных связей и распространения близких видов. При этом за основу принята монотипическая концепция вида, но при необходимости и при возможности вид рассматривается как в узком, так и в широком смысле.

Одним из направлений дальнейшей разработки методических вопросов, связанных с созданием системы географических элементов, является выявление и уточнение общих и специфических черт характера распространения видов каждого из выделяемых географических элементов с целью установления диагностических признаков, по которым каждый заинтересованный специалист смог бы сам относить любой вид к тому или иному элементу и пользоваться системой для проведения фитогеографического анализа флор и систематических групп.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48890).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Крестоцветные (сем. *Brassicaceae*) Кавказа // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Деп. в ВИНИТИ 1985, № В624—85. С. 5—33.

Буданцев А. Л. Конспект рода *Verbascum* (*Scrophulariaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 128—139.

Гагнидзе Р. И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси, 1974. 226 с.

Гагнидзе Р. И., Иванишвили М. А. Об элементе флоры и некоторых принципах классификации ареалов // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1975а. Т. 1. № 3. С. 201—209.

Гагнидзе Р. И., Иванишвили М. А. Некоторые характерные типы ареалов флоры Кавказа // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1975б. Т. 1. № 5-6. С. 373—390.

Гагнидзе Р. И., Кемуляриа-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми (Зап. Грузия). Тбилиси, 1985. 147 с.

Галушко А. И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1976. С. 5—130.

Грацианский А. Н. Природа Средиземноморья. М., 1971. 509 с.

Гребенщиков О. С. О поясности растительного покрова в горах Средиземноморья в широтной полосе 35°—40° с. ш. // Растительный мир высокогорий и его освоение. Л., 1974. С. 128—134. (Проблемы ботаники; Т. 12).

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа // Тр. Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР. Баку, 1936. Т. 1. 260 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд., перераб. и доп. Баку и др., 1939—1967. Т. 1—7.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л., 1990. 146 с.

Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 530—548.

Лавренко Е. М. О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 9. С. 1237—1253.

Малеев В. П. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Л., 1940. Вып. 4. С. 135—251.

Меницкий Ю. Л. Дубы Азии. Л., 1984. 316 с.

Меницкий Ю. Л. Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Lamiaceae* (*Labiatae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 63—78.

Оганесян М. Э. Семейство *Campanulaceae* Juss. на Кавказе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1996. 51 с.

Портениер Н. Н. Новый вид рода *Cardius* (*Asteraceae*) с Кавказа и его фитогеографические связи // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 1. С. 102—106.

Портениер Н. Н. Обзор видов рода *Cardius* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 1. Секции *Cardius* и *Carduastrum* // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 9. С. 100—108.

Портениер Н. Н. Обзор видов рода *Cardius* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 2. Секция *Homalolepidoti* и ключ для определения видов // Бот. журн. 1997в. Т. 82. № 10. С. 143—150.

Рубцов Н. И., Привалова Л. А., Крюкова И. В. Географическая (ареалогическая) квалификация видов флоры Крыма. Деп. в ВИНИТИ 1979, № 1311—79. 91 с.

Сагателян А. А. Классификация географических элементов флоры Армении // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 25—38.

Скворцов А. К. Обзор ив Кавказа и Малой Азии // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1966. Т. 15. С. 91—141.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 224 с.
Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.
Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие по спецкурсу. Пермь, 1991. 80 с.
Boissier E. Flora orientalis. Genève, 1867. Vol. 1. 1017 p.
Braun-Blanquet J. Essai sur les notions «d'élément» et de «territoire» phytogéographiques // Arch. Sci. Physiques Nat. Genève, 1919. Sér. 5. Vol. 1. P. 497—512.
Braun-Blanquet J. L'origine et le développement des flores dans le massif central de France. Paris; Züzich, 1923. 282 p.
Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin, 1928. X, 330 S.
Candolle Alph. de. Géographie botanique raisonnée. Paris; Genève, 1855. Vol. 1—2. XXXII, 1365 p.
Eig A. Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. 1. Texte // Feddes Repert. (Beih.). 1931. Bd 63. 201 S.
Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. T. 1—2. Leipzig, 1879—1882. T. 1. XVIII, 202 S.; T. 2. XIV, 386 S.
Engler A. Pflanzengeographie // Die Kultur der Gegenwart. Leipzig; Berlin, 1914. T. III. Abt. IV. Bd 4. S. 187—263.
Ehrendorfer F. Geobotanik // Lehrbuch der Botanik für Hochschule / Begründet von E. Strasburger et al. 32. Aufl. neubearbeitet. Jena, 1983. S. 916—1041.
Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis et al. Edinburgh, 1965—1988. Vol. 1—10.
Good R. The geography of the flowering plants. London, 1947. 403 p.
Good R. The geography of the flowering plants. 3d ed. London, 1965. XVI, 518 p.
Grisebach A. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig, 1872. Bd 1, 2. 603 S.
Léonard J. Etude des aires de distribution. Les phytochories. Les chorotypes // Contribution à l'étude de la flore et de la végétation des déserts d'Iran. Bruxelles, 1988. Fasc. 8. 190 p.
Léonard J. Considérations phytogéographiques sur les phytochories irano-touranienne, saharo-sindienne et de la Somalie-pays Masai // Contribution à l'étude de la flore et de la végétation des déserts d'Iran. Bruxelles, 1989. Fasc. 9. 123 p.
Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena et al., 1965—1992. Bd 1—3.
Rikli M. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern, 1943—1948. Bd 1—3. 1418 S.
Stevanović V. Analysis of the Central European and Mediterranean orophytic element on the mountains of the W. and Central Balkan Peninsula, with special reference to endemics // Bocconea, 1996. Vol. 5. N 1. P. 77—97.
Takhtajan A. L. Floristic regions of the world. Barkeley; London, 1986. 522 p.
White F. The taxonomic and ecological basis of chorology // Mitt. Bot. Staatssamml. München, 1971. Bd 10. S. 91—112.
White F. The AETFAT chorological classification of Africa: history, methods and applications // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1993. Vol. 62. N 1—4. P. 225—281.
Zohary M. Plant life of Palestine, Israel and Jordan. New York, 1962. 262 p.
Zohary M. Geobotanical foundations of the Middle East. Stuttgart; Amsterdam, 1973. Vol. 1, 2. 739 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 V 1999

SUMMARY

Methodical aspects of geographical elements determination and species attribution to these elements are discussed. The construction of this system is based on the conception of the phytochoria on the principle of conformity between the species distribution and the limits of the units of floristic division. It is also supposed in this methodical approach that the geographical elements are characteristic components of flora and main vegetation types of the phytochorion where they have their optimal living conditions and the largest part of their area.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58 : 069

© Ю. С. Смирнов

БОТАНИЧЕСКИЙ САД НА АПТЕКАРСКОМ ОСТРОВЕ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

Yu. S. SMIRNOV. THE BOTANICAL GARDEN ON APTEKARSKY ISLAND OF ST. PETERSBURG

Приведены сведения о прошлом, настоящем и перспективах развития научной, культурно-просветительной деятельности и материально-технической базы Ботанического сада БИН РАН.
Ключевые слова: Ботанический сад, история, коллекция, живые растения.

История одного из старейших научных и культурно-просветительных центров России — Ботанического сада в Санкт-Петербурге начинается с указа Петра I об устройстве Аптекарского огорода с целью разведения и выращивания травянистых лекарственных растений на Вороньем (ныне Аптекарском) острове. Первое упоминание об Аптекарском огороде было обнаружено историком Императорского санкт-петербургского ботанического сада В. И. Липским (1913) в Первой переписи Петербургской стороны от 11 декабря 1713 г. Именно этому, второму в России Аптекарскому огороду (первый был заложен Петром I в 1706 г. в Москве) суждено было стать прародителем Императорского ботанического сада, с именем которого связано начало широких исследований флоры России и сопредельных государств.

Сведения о первых годах деятельности с.-петербургского Аптекарского огорода крайне скудны, так как архивные документы были утрачены, скорее всего, в результате пожара, охватившего новую столицу России в 1737 г. Но все же, к счастью, сохранились документальные сведения о том, что Аптекарский огород с первых лет своего становления выращивал не только лекарственные травы, необходимые, в частности, русской армии, ведущей баталию с войсками шведского короля Карла XII, но и другие полезные и даже «куриозные и чуждые планты».

Во 2-м издании «Докладной записки о растениях России и устройстве Ботанического сада в Санкт-Петербурге» французский путешественник Дешизо (Deschiseaux, 1728) приводит сведения о культивировании наряду с лекарственными растениями иноземных теплолюбивых видов, в том числе суккулентов: опунции, алоэ, цереуса, молочая и др. Эти сведения являются неоспоримым доказательством того, что Аптекарский огород в С.-Петербурге с первых своих шагов одновременно являлся и Ботаническим садом. Не сомневался в этом и Дешизо, что видно из названия его «Докладной записки...». Еще одним подтверждением этому служит и первый «Каталог живых растений» Ботанического сада, опубликованный его первым директором И. Сигезбеком (Siegesbeck, 1736), в котором среди 1275 приведенных видов 200 видов являются тропическими растениями. Датский путешественник P. Haven (1744), посетивший в 1736 г. столицу России, писал, что «лучшим украшением [Аптекарского острова — *Ю. С.*] служит Аптекарский сад, имеющий несколько сот растений из Китая и Большой Татарии [Монголии], в большинстве своем неизвестных науке».

Аптекарский огород в первой половине XVIII в. располагал достаточно богатыми коллекциями растений, о чем можно судить по подробному отчету, составленному садовником Давидом Бэром в 1749 г. Наряду с цереусами приведены несколько видов алоэ (*Aloe*), ананасы (*Ananas*), фикусы (*Ficus*), герани (*Geranium*), жасмины (*Jasmi-*

num), олеандры (*Nerium*), цитрусы (*Citrus*), лавры (*Laurus*) и др. О богатстве коллекций можно судить и по тому, что в 1755 г. Медицинской канцелярией был издан приказ о продаже излишних растений (в том числе цереусов), «в аптеках не употребляемых», господам и партикулярным людям. Известно, что в 1758 г. было продано растений на сумму 1517 руб. (сохранился реестр с ценами того времени, составленный аптекарем Фричем). Многие зарубежные ботаники, в том числе К. Линней, были заинтересованы в получении семян и растений из Аптекарского огорода. В 1786 г. коллекция теплолюбивых растений насчитывала 1580 видов. В списке растений 1796 г. преобладают растения открытого грунта, но приводятся ананасы, олеандры, лавры, мирты, гранат, герани, аристолохии, пассифлоры, канны, жасмины, финиковая пальма и другие теплолюбивые растения.

В рукописном Реестре 1808 г., составленном Ф. Х. Стефаном, из оранжерейных растений упомянуты: агава американская (*Agave americana* L.), адиантум (*Adiantum*), аукуба японская (*Aucuba japonica* Thunb.), бикса Ореллана (*Bixa orellana* L.), 2 вида казуарины (*Casuarina*), 4 вида кактуса, евгения джамбос (*Eugenia jambos* L.), геликония попугайная (*Heliconia psittacorum* L. f.), 2 вида банана (*Musa*), гибискус липовидный (*Hibiscus tiliaceus* L.) и другие тропические растения. Из Каталога 1816 г. следует отметить глориозу великолепную (*Gloriosa superba* L.), 4 вида пассифлоры (*Passiflora*), агавы.

На стыке XVIII и XIX вв. сад, находясь в ведении Медицинской канцелярии, начинает постепенно приходить в упадок. К сожалению, даже такие выдающиеся личности, как Ф. Х. Стефан и профессор Я. В. Петров, не смогли его предотвратить. Ботанический сад в середине 20-х гг. XIX в. оказался «в самом невыгодном положении и не соответствовал ни пользе, ни приличию». По-видимому, сад в это время уже объективно не мог существовать в виде подсобного учреждения Медико-хирургической академии, в составе которой он находился. Блистательнейшая столица могущественного государства «нуждалась в Ботаническом саде, не уступающем садам других столиц». Фраза министра внутренних дел графа В. П. Кочубея, произнесенная в марте 1823 г. во время доклада императору Александру I «Об устройстве Ботанического сада на Аптекарском острове с наименованием его Императорским», о том, что «всякое публичное заведение должно существовать в возможном совершенстве или вовсе не быть предпринимаемо», весьма актуальна и в настоящее время. Эта знаменательная дата в истории Ботанического сада связана не только с началом крупномасштабного строительства оранжерейного комплекса, но и с зарождением самостоятельного научного ботанического учреждения Российской империи, положившего начало широкому исследованию не только флоры России, но и флор сопредельных стран и определившего важнейшее направление его последующей научной деятельности. На должность директора сада был приглашен Ф. Б. Фишер, роль которого в организации и развитии научной, научно-просветительной и хозяйственной деятельности Императорского санкт-петербургского ботанического сада трудно переоценить. Уже через 2 года после исторического указа Александра I в саду практически завершается строительство большого оранжерейного комплекса (архитектурный облик которого в форме «каре» сохранился в основных чертах до наших дней) и ряда зданий различного назначения, проводится планировка регулярной части парка и посадка древесных растений. К проектированию оранжерей, административных и жилых зданий были привлечены такие крупные архитекторы, как И. И. Шарлемань I, академик архитектуры Д. И. Висконти, а позднее Г. Фишер-Уральский. Высочайше утвержденный план сада предусматривал создание единого архитектурно-паркового комплекса, состоящего из различных по своему назначению и характеру сооружений: оранжерей, административных и жилых зданий, хозяйственных построек, парадной пристани на берегу Бол. Невки и пр. Интересно отметить, что для подсыпки в оранжерейный грунт использовалась земля, взятая при рытье котлованов под фундамент строящегося Исаакиевского собора. Пополнение коллекций в этот период шло в основном за счет экспедиционных сборов и закупок. Так, Ф. Б. Фишер в 1824 г. (во время путешествия по Европе) купил 2320 видов растений. Европейские

сады Берлина, Парижа, Кью, Челси, Эдинбурга, Глазго, Ливерпуля, а также общество садоводов Лондона передали ему в дар еще 2500 видов растений. К сожалению, 1500 из привезенных в Петербург растений погибло при наводнении 7 ноября 1824 г., после чего садовник Шапал был командирован во Францию, откуда привез 500 экземпляров растений. К этому времени относятся путешествия в Мексику и Калифорнию барона В. Ф. Карвинского (1826—1832 и 1840—1843 гг.). Благодаря этим экспедициям коллекции сада значительно пополнились новыми растениями главным образом из семейства кактусовых. Заслуга Карвинского состоит и в том, что во время путешествия им был открыт новый род среди кактусов — ариокарпус (*Ariocarpus*). Вид был назван ариокарпус Кочубея (*Roseocactus* (*Ariocarpus*) *kotschoubeyanus* (Karw.) Britt. et Rose), в честь министра внутренних дел России графа В. П. Кочубея, при непосредственном содействии которого были организованы путешествия Карвинского. Из трех найденных им экземпляров этого кактуса один был продан за 1000 франков В. П. Кочубею, второй — за 200 долларов (золото за него весило в 2 раза больше самого кактуса) неизвестному лицу, третий экземпляр был передан С.-Петербургскому ботаническому саду и введен в его коллекцию. Карвинским были открыты также копьяпоа коквимбская (*Copiapoa coguimbana* (Karw.) Britt. et Rose), димия черепаха (*Deamia testudo* (Karw.) Britt. et Rose). Примерно в то же время из Бразилии ботаником Л. Риделем и садовником Б. Лушнатом в С.-Петербург были привезены несколько тысяч черенков кактусов. Императорский санкт-петербургский ботанический сад вступает в фазу своего расцвета: в 1836 г. коллекция живых растений насчитывала 15 000 видов, в том числе 13 800 видов оранжерейных растений. Говоря о плодотворной деятельности Императорского ботанического сада под руководством Ф. Б. Фишера, нельзя не отметить, что в 1823 г. был создан Музей, в основу фондов которого частично вошли коллекции Ботанического сада. Ф. Б. Фишер стал первым директором Музея, совмещая эту должность с должностью директора сада. С 1835 г. начал выходить из печати «Перечень семян, предлагаемых в обмен...» (к настоящему времени вышел 141 его номер).

В 1855 г. директором Ботанического сада назначается Э. Л. Регель — выдающийся ботаник, блестящий садовод и ландшафтный архитектор, отдавший саду в общей сложности около 40 лет своей жизни. С именем этого крупного ученого и организатора связан второй период (после Ф. Б. Фишера) расцвета оранжерейного садоводства. Э. Л. Регель вывел Императорский санкт-петербургский ботанический сад на одно из первых мест в Европе. В 1873 г. «коллекция Сада содержит около 21 000 видов, по большинству находящихся в оранжереях» (Регель, 1873). Именно ему принадлежит заслуга в создании Российского общества садоводства, им организовано издание «Вестника Российского общества садоводства» и журнала «Gartenflora». Регелем опубликованы большое число научных трудов по флоре Туркестана, Восточной Сибири, Уссурийского края; отдельные монографии, посвященные тюльпанам, лукам, березам и другим растениям. Им были описаны многие виды растений, в том числе впервые введенные в культуру именно С.-Петербургским садом. Некоторые из них культивируются и сейчас: лепидозамия Перовского (*Lepidozamia peroffskyana* Regel), стрелитция Николая (*Strelitzia nicolai* Regel et Koern.), калатея украшенная (разновидность розово-полосчатая) (*Calathea ormata* Koern. var. *roseo-lineata* Regel), спатифиллюм Валлиса (*Spathiphyllum wallisii* Regel), хомаломена Валлиса (*Homalomena wallisii* Regel), эпифиллопсис Гертнера (*Epiphyllopsis gaertneri* (Regel) Berger), гимнокактус конусосочковый (*Gymnocactus conothelos* (Regel) Backeb.). В нашем городе Э. Регель оставил о себе память и как автор проекта знаменитого Александровского сада.

Период с 1896 по 1917 г. связан с очередным расцветом садоводства, вводом новых оранжерей, в том числе Большой пальмовой (архитектор И. С. Китнер), строительством здания Гербария и Библиотеки (архитектор А. И. Дитрих), жилых зданий для штатных работников и естественно с плодотворной деятельностью директора Ботанического сада А. А. Фишера-фон-Вальдгейма. В этот период с целью изучения болезней растений организуется Фитопатологическая станция (1901 г.),

начинается издание «Известий С.-Петербургского сада» (1901 г.), выходят в свет первые номера «Листка для борьбы с болезнями растений» (1902 г.) и журналов «Болезни растений» (1907 г.) и «Записки Станции для испытания семян» (1913 г.).

Коллекция сада, насчитывающая 34 500 видов и разновидностей, из которых более 21 000 выращивались в условиях оранжерей, являлась «самым обширным собранием растений в мире» (Фишер-фон-Вальдгейм, 1905). Здесь была и знаменитая на весь мир коллекция древовидных папоротников с тысячелетними экземплярами тодеи варварской (*Todea barbara* Moore), высокими альзофилами (*Alsophila*) и циатеями (*Cyathea*). Растения в коллекции сада были представлены следующим образом: папоротники — 777 видов и разновидностей (2984 экз.), орхидные — 1441 (2425), саговники — 49 (121), вересковые — 143 (1252), хвойные — 526 (3754), азалии, рододендроны — 431 (1016), пальмы — 344 (2462), кактусовые — 774 (1678), геснериевые — 177 (1850), водные растения — 149 (1094), насекомоядные — 49 (155), розы — 136 (300), ананасные — 379 (1110), агавы, алоэ и др. — 885 (3568), многолетние травянистые растения — 11 912 (20 109) и т. д. Такой она практически сохранилась вплоть до первой мировой войны.

В 1913 г. Ботанический сад торжественно отметил свое 200-летие. «В изъявление благоволения Ботаническому саду, вступающему в третье столетие своего существования, и для запечатления в самом названии памяти о державном его основателе» император Николай II даровал саду «на будущее время наименование Императорского ботанического сада Петра Великого». В 1914 г. завершено начатое в 1911 г. строительство здания Гербария и Библиотеки, а также каменного многоквартирного дома для штатных сотрудников сада (архитектор А. И. Дитрих), а годом позже — формирование парка в западной его части, спланированное А. И. Дитрихом и ученым-садоводом Ботанического сада К. И. Бартельсеном. Этим фактически был завершен весь 200-летний (дореволюционный) период его славной истории. Уместно отметить заслуги и других архитекторов, принимавших участие в проектировании и строительстве зданий и сооружений в разные периоды существования Ботанического сада, таких как А. Кавос, А.-Г. Кракау, Г. Люцедарский, Л. Руска, К. Соколов.

Выделяя 3 периода расцвета Ботанического сада, его 3 выдающихся директоров — Ф. Б. Фишера, Э. Л. Регеля, А. А. Фишера-фон-Вальдгейма, ни в коей мере нельзя умалять очевидные заслуги и других крупных личностей, возглавлявших в свое время это учреждение: академика Петербургской академии наук И. Г. Сигезбека, который первым сформулировал цели и задачи сада и первым опубликовал «Каталог растений Сада»; ученика знаменитого К. Линнея — Иоганна Фалька, совершившего одно из первых ботанических путешествий по России и положившего начало научному исследованию ее растительного покрова; известного русского ботаника и микробиолога, автора знаменитой в свое время диссертации об инфузориях, блестяще защищенной в Страсбурге, М. М. Тереховского; «первого по времени природного русского флориста», автора «Санкт-Петербургской флоры» Г. Ф. Соболевского; хорошего ботаника и опытного садовода, основателя первого в России (Москва) Аптекарского (Медицинского) сада Ф. Х. Стефана; упоминавшегося уже проф. Я. В. Петрова; акад. К. А. Мейера, при котором в 1853 г. была построена специальная оранжерея для водных растений; крупного ботаника Р. Э. Траутфеттера, период руководства которого связан с весьма знаменательными датами: выходом в свет «Трудов Императорского ботанического сада» (1871 г.) и организацией в 1868 г. Биологической лаборатории «для работ по изучению жизни растений, работ по анатомии и физиологии растений»; проф. А. Ф. Баталина — организатора станции для испытания семян (1877 г.), по праву носящей имя основателя отечественного семеноведения.

Императорский ботанический сад Петра Великого после Октябрьской революции являлся Главным ботаническим садом РСФСР, с 1925 г. — Главным ботаническим садом СССР, а с 1930 г. — Ботаническим садом АН СССР (первым и единственным его директором в послереволюционный период был акад. Б. Л. Исаченко). В 1931 г. при слиянии Ботанического сада АН СССР и Ботанического музея АН СССР

организуется крупное научное ботаническое учреждение — Ботанический институт (БИН) АН СССР. Заведование Отделом живых растений, переименованным позднее в Отдел Ботанический сад, поручается А. П. Ильинскому.

Начало возрождения сада, понесшего огромные потери в годы блокады во время Великой Отечественной войны, и его развитие неразрывны с именами очень многих ученых и садоводов, таких как Н. В. Шипчинский (зав. Отделом Ботанический сад в 1934—1938 и 1942—1948 гг.), С. Я. Соколов (зав. садом в 1938—1942 и 1948—1960 гг.), Г. И. Родионенко, С. Г. Сааков, З. М. Силина, О. М. Полетико, О. А. Пидотти, Л. И. Рубцов, Б. Н. Замятнин, А. Г. Головач, З. Т. Артюшенко, А. С. Лозина-Лозинская, В. И. Вислоух, садоводов Н. И. Курнакова, С. Н. Колмина, А. А. Князева, О. М. Спорягиной, В. В. Шульгиной, В. В. Турукина, В. П. Каверзнева, Л. П. Лупановой, В. И. Галаховой, Н. Г. Вьюгиной, Ф. И. Верюжской, К. Ф. Сухаревой и многих других.

Послевоенный период вплоть до 1960-х гг. связан с интенсивной деятельностью по восстановлению материально-технической базы Ботанического сада, в первую очередь оранжерейного комплекса, по созданию коллекций и устройству экспозиций.

В 1960 г. заведующим садом избирается проф. Н. А. Аврорин, широко эрудированный ботаник-географ, основатель и директор Полярно-альпийского ботанического сада (г. Кировск); с 1970 по 1980 г. Ботаническим садом руководил д. б. н. Г. И. Родионенко — создатель первого в России (и СССР) иридария; в 1981 и 1982 гг. сад возглавлял зам. директора БИН АН СССР, д. б. н., ныне чл.-корр. РАН Р. В. Камелин; с 1982 г. и по настоящее время заведующим Ботаническим садом является к. б. н. Ю. С. Смирнов.

Трудно переоценить вклад в разработку теоретических и практических вопросов интродукции растений докторов биологических наук З. Т. Артюшенко, И. Н. Коноваловой, Ф. С. Пилипенко, Г. И. Родионенко, С. Г. Саакова, И. Ф. Сацыперовой и Т. В. Шулькиной, кандидатов биологических наук Е. М. Арнаутовой, М. В. Барановой, Г. М. Балабас, И. М. Васильевой, А. Е. Гращенкова, М. М. Игнатенко, Н. И. Ляшенко, Т. С. Матвеевой, Л. М. Поздовой, М. В. Разумовой, О. А. Связевой, З. М. Силиной, В. С. Синицкого, М. Н. Тихоновой, К. Г. Ткаченко, Г. А. Фирсова, О. А. Фишер, научных кураторов Н. Н. Арнаутова, В. Н. Комаровой, С. С. Морщихиной, В. Н. Никифоровой, Р. А. Удаловой и других сотрудников Ботанического сада.

Благодаря огромному труду, энтузиазму и преданности своему делу ученых и садоводов старшего и нынешнего поколений Ботанический сад не только восстановил, но и превзошел довоенный количественный и качественный состав коллекции. В настоящее время коллекционный фонд живых растений Ботанического сада насчитывает около 13 000 видов и разновидностей. Жемчужиной этого собрания, бесспорно, является уникальная коллекция оранжерейных растений (7500) — одна из лучших мировых коллекций. Проведенный таксономический анализ показал, что коллекция живых растений сада широко отражает разнообразие растительного мира. По богатству родового и видового состава выделяются семейства *Aceraceae*, *Asteraceae*, *Cactaceae*, *Crassulaceae*, *Ericaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Myrtaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Agavaceae*, *Amaryllidaceae*, *Araceae*, *Arecaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*, семейства отделов *Polypodiophyta* и *Cycadophyta* и такие древние примитивные семейства покрытосеменных, как *Magnoliaceae*, *Nymphaeaceae*, *Schisandraceae*, *Idiospermaceae* и др. Коллекция магнолиофитов, насчитывающая 270 семейств, представлена приблизительно 120 порядками (из 166 по системе А. Л. Тахтаджяна, 1987). В ней отсутствуют лишь представители 4 из 53 специфических надпорядков, которые практически не встречаются в культуре, например паразитные травы, живущие на корнях деревьев и кустарников (*Rafflesianae*), лишенные хлорофилла микотрофные корневищные травы тропических областей Америки, Африки и Азии, растущие на гниющих стволах деревьев, а иногда даже на термитниках (*Triuridanae*), мелкие водные травы Австралии, Тасмании и Новой Зеландии (*Hydatellanae*) (Смирнов, 1999).

Одной из главнейших задач сада и в дальнейшем будет сохранение, пополнение и качественное улучшение коллекции живых растений, которая является не только

базой для проведения научно-исследовательских работ, но и источником обогащения ассортимента новых перспективных видов растений для зеленого строительства, для расширения спектра пищевых, кормовых, лекарственных и других полезных растений, используемых в народном хозяйстве и медицине.

Интенсивное количественное пополнение коллекций живых растений, их качественный рост и накопление экспериментальных данных о вводимых в культуру растений шли параллельно с разработкой теоретических вопросов интродукции. Богатый экспериментальный материал явился основой для написания многих монографий, справочников и большого числа статей и позволил коллективу сада организовать и успешно провести в 1995 и 1999 гг. научные конференции «Биологическое разнообразие. Интродукция растений», на которых проблемы биоразнообразия рассматривались в аспекте интродукции растений, являющейся одним из действенных методов сохранения генофонда растений, в том числе редких, исчезающих или сокращающих свой ареал. Теоретические, методические и практические вопросы интродукции, в первую очередь вопросы устойчивости и адаптации интродуцентов к новым условиям (биоморфологический и эколого-физиологический аспекты), вегетативного и семенного размножения, в том числе разработки способов предпосевной подготовки трудпрорастающих семян и методов их ускоренного проращивания, а также вопросы онтогенеза и антэкологии и в будущем будут в поле зрения научного коллектива Сада.

Ботанический сад БИН РАН был и остается одним из ведущих центров первичной интродукции растений в стране. За время своей почти 300-летней истории им введено в культуру более 3000 видов декоративных, пищевых, кормовых, лекарственных и других полезных растений главным образом флоры бывшего СССР.

Трудно переоценить роль ботанических садов в распространении ботанических знаний среди широких слоев населения. Ботанический сад на Аптекарском острове, как практически каждый ботанический сад независимо от его статуса, изначально уделял большое внимание научно-просветительной деятельности. Исторические свидетельства говорят, что уже в 1735 г. одной из главных задач, поставленных директором Сада И. Г. Сигезбеком, было преподавание студентам-медикам «прозябословия» (т. е. ботаники). А акад. В. Л. Комаров (1923), заведовавший Отделом живых растений Главного ботанического сада, ставил его просветительную работу на первое место. Это направление деятельности Сада не прерывалось на протяжении всей его истории.

Богатейший коллекционный фонд и сейчас служит основой научно-просветительской работы. Пропагандой научно-естественных знаний в области охраны и рационального использования природных ресурсов, занимаются не только научные сотрудники, но и ведущие садоводы.

Основными формами научно-просветительной и образовательной работы в саду являются проведение экскурсий, циклов лекций и консультаций, издание научно-популярной литературы, участие в работе по созданию научно-популярных кино- и телефильмов, выступления специалистов на радио, телевидении, в прессе, участие в «кружковской» и юннатской работе, проведение семинаров с начинающими садоводами, организация курсов повышения квалификации садоводов, преподавание в Школе садоводства, предоставление возможности высшим, средним специальным учебным заведениям и ПТУ, средним и начальным образовательным школам и другим учреждениям проводить занятия со своими учащимися на базе коллекционных и экспозиционных фондов сада. Этот аспект деятельности Ботанического сада несомненно поможет каждому, кто с ним соприкоснется, стать настоящим защитником живой природы, не только понимающим, но и вносящим свой вклад в сохранение биоразнообразия растительного мира и его гармонии.

В настоящее время сад находится в стадии очередной реконструкции, вызванной тем, что, к сожалению, в последние десятилетия его материально-техническая база (котельная, электро- и теплосети, водопровод, канализация, металлоконструкции, стеклопокрытия, бассейны, стеллажи оранжерейного комплекса и пр.) пришла в

полный упадок. Ряд оранжерей, находящихся в аварийном состоянии, с 1986 г. закрыты для посетителей сада.

Благодаря помощи правительств Санкт-Петербурга и России в решении проблем Ботанического сада, связанных с необходимостью проведения крупномасштабных работ по капитальному ремонту и реконструкции его материально-технической базы, с 4-го квартала 1996 г. стало осуществляться федеральное финансирование его восстановления. Ботанический сад был включен в число первых 13 объектов программы «Сохранение исторического центра Санкт-Петербурга». Это положило начало систематической реконструкции большого оранжерейного комплекса площадью более 10 000 м² и протяженностью около 1.5 км, насчитывающего 26 действующих оранжерей, со всей его сложной инфраструктурой. Главной задачей выполнения этой программы является приведение Ботанического сада в состояние, достойное северной столицы, что особенно важно в связи с приближением 300-летия со дня ее основания. Перспективная программа включает помимо необходимых ремонтно-строительных работ переход на современные технологии и материалы, применяемые при реконструкции таких крупных оранжерейных комплексов, как пальмовый, субтропический и аридный, а также возведение нового парадного вестибюля сада, ремонт ограды, дорожно-тропиночной сети, газонов и водоемов парка-дендрария и др.

Все это направлено как на повышение эффективности фундаментальных и прикладных научных исследований в области интродукции растений, являющейся одним из действенных методов сохранения биологического разнообразия растений, в том числе редких и исчезающих (в настоящее время Ботанический сад БИН РАН сохраняет около 400 видов растений природной флоры, занесенных в Красные книги мирового сообщества, РСФСР, СССР, региональных и других уровней), так и особенно на удовлетворение высоких требований посетителей Сада — жителей и гостей Санкт-Петербурга.

В течение последних 3 лет был осуществлен полный капитальный ремонт с частичной реконструкцией 7 (из 26) оранжерей, еще 3 оранжереи находятся в настоящее время в стадии восстановления. Отрадно, что в одной из них — оранжерее № 9 после завершения реконструкции будет создана еще одна экспозиция растений. Введение данной оранжереи в эксплуатацию после использования ее на протяжении многих десятилетий не по своему прямому назначению улучшит условия труда садоводов, которые смогут переходить и (переносить растения) из одного полукольца оранжерейного комплекса в другое, не выходя на улицу. При проведении работ деревянные конструкции были заменены на оцинкованные металлические, а металлические трубы водопровода и теплосетей в некоторых ремонтируемых оранжереях — на современные полимерные. Для расширения возможности показа водных растений был проведен капитальный ремонт бассейна викторной оранжереи диаметром 12 м, являющегося самым большим в Европе, и построены заново бассейны различной конфигурации и объема еще в 3 тропических оранжереях. В одной из пальмовых оранжерей возведен благодаря финансированию, осуществленному Санкт-Петербургским монетным двором, такой ландшафтно-архитектурный элемент садово-паркового искусства, как скала с водопадом и гротом. Его торжественное официальное открытие состоялось 24 мая 1999 г.

В Ботаническом саду помимо научных исследований и деятельности, связанной с сохранением, пополнением и качественным улучшением коллекционного фонда растений, ведется большая научно- и культурно-просветительная работа. В связи с постоянным ростом коллекционного фонда растений и все увеличивающейся нагрузкой на них (экскурсионное обслуживание в оранжереях сада во все времена года проводится 6 дней в неделю) давно назрела необходимость строительства специального экспозиционного комплекса. Этот объект был в свое время включен в адресную программу Ленинградского научного центра Академии наук СССР как одно из сооружений нового Ботанического сада на территории в районе Шувалова. Однако сложившаяся ситуация в стране перечеркнула все эти планы. Во время одного из визитов в Ботанический сад губернатора Санкт-Петербурга В. А. Яковлева мною была

затронута и эта проблема. Губернатор, зная финансовые трудности Российской академии наук, предложил другой, более реальный в настоящее время вариант — возведение на территории нынешнего сада специального современного оранжерейного экспозиционного комплекса, в который будет перенесена основная часть культурно-просветительной и образовательной деятельности, осуществляемой Ботаническим садом.

К сожалению, в связи с событиями 17 августа 1998 г. начавшаяся работа по реализации этого хорошего предложения, поддержанного Комитетом по Государственному контролю, использованию и охране памятников истории и культуры (КГИОП), казалось «замерзла», но это только казалось. В июне 1999 г. вышло постановление правительства Санкт-Петербурга о строительстве в 2001 г. нового оранжерейного комплекса. Его предпроектные разработки были выполнены в конце 1999 г., в настоящее время ведутся проектные работы.

Петербуржцы и гости нашего города смогут в новом комплексе, построенном с использованием современных технологий и широким применением современных материалов, не боящихся экстремальных влажностных и температурных воздействий, любоваться и наслаждаться удивительной красотой растений влажных тропиков и горных субтропиков, растительностью пустынь и высокогорной альпийской растительностью, растениями арктической и южной тундр, богатством представителей царства водных растений.

Говоря о Ботаническом саде, всегда нужно помнить, что это не только один из самых крупных оранжерейных комплексов Европы с его обширнейшей и уникальнейшей коллекцией заморских теплолюбивых растений, являющейся достоянием России, но и парк-дендрарий площадью 16.5 га с его достаточно богатой для условий 60° с. ш. дендрологической коллекцией. К сожалению, в связи с реализацией программы реконструкции оранжерейного комплекса за счет федерального финансирования и отсутствием финансирования со стороны РАН, практически никаких ремонтных работ в парке-дендрарии не проводится. Приятным исключением явились частичный ремонт дренажной системы, ремонт малых водоемов (канавок), обследование инженерно-технического состояния 2 прудов и ремонт мостика через Большую канавку, профинансированные КГИОП, а также восстановление в первоначальном виде находящейся около одного из прудов беседки и ремонт грота под ней. Уже более 10 лет не реставрировались газоны и дорожно-тропиночная сеть, требуется капитальный ремонт или же возведение новой ограды вокруг Ботанического сада...

Хотелось бы завершить эту небольшую статью не многоточием, включающим в себя большой блок необходимых работ по ремонту и реконструкции всего комплекса Ботанического сада, являющегося объектом исторического и культурного наследия федерального (общероссийского) значения (указ Президента РФ № 176 от 20.02.95 г.) и памятником ландшафтной архитектуры, а уверенностью, что есть в нашем городе настоящие его патриоты и среди них руководители крупных предприятий и частного бизнеса, для которых не безразлична судьба знаменитейшего ботанического сада нашего отечества, и что они также, как, например, Монетный двор в лице его директора Л. Н. Бурлакова, возьмут на себя бремя финансирования какого-либо проекта, направленного на восстановление и возрождение сада, на благо его посетителей. А таких проектов много и держать их в секрете Ботанический сад, конечно же, не будет.

У глубокоуважаемого читателя, набравшегося терпения дочитать эту работу до конца, может возникнуть вопрос, почему она представлена автором в юбилейный номер журнала, посвященный 90-летию патриарха российской ботаники А. Л. Тахтаджяна. Ответ весьма прост. А. Л. Тахтаджян многое сделал для развития коллекций Ботанического сада, улучшения условий их содержания. Не преувеличивая, с уверенностью можно сказать, что начавшаяся в конце 1996 г. коренная реконструкция материально-технической базы Ботанического сада обязана в первую очередь А. Л. Тахтаджяну, под руководством которого она была разработана еще в середине 1980-х гг. Возведение нового оранжерейного экспозиционного комплекса также

можно отнести к заслугам Армена Леоновича. Именно он был инициатором строительства Ботанического сада в Шувалове, в том числе экспозиционного оранжерейного комплекса, создаваемого не только для расширения и улучшения культурно-просветительной деятельности, но и для уменьшения экскурсионной нагрузки на оранжерейные коллекционные фонды Ботанического сада на Аптекарском острове.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Общая характеристика Главного Ботанического Сада. Пг., 1923. 23 с.

Липский В. И. Исторический очерк Императорского С.-Петербургского Ботанического Сада (1713—1913) // Императорский С.-Петербургский Ботанический Сад за 200 лет его существования (1713—1913) / Глав. ред. А. А. Фишер-фон-Вальдгейм. СПб., 1913. Ч. I. С. 1—378.

Регель Э. Путеводитель по Императорскому С.-Петербургскому Ботаническому Саду. СПб., 1873. 147 с.

Смирнов Ю. С. Интродукция растений в Ботаническом саду на Аптекарском острове Санкт-Петербурга: прошлое и настоящее // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. Второй Междунар. науч. конф. СПб., 1999. С. 261—275.

Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Фишер-фон-Вальдгейм А. А. Иллюстрированный путеводитель по Императорскому ботаническому саду. СПб., 1905. 301 с.

Deschiseaux. Memoire pour servir à l'instuction de l'histoire naturelle des plantes de Russie et a l'etablissement d'un jardin botanique a Saint-Petersburg // Second edition revue et corrigée, MDCCXXVIII, 1728. P. 1—35.

Haven P. Reise in Russland. Aus dem dänischen ins deutsche übers, von H.A.R. Nebst einem Anhange, darinnen das chinesische und itzo in Russland gebräuchliche Rechen-bret beschrieben und erkläret wird. Coppenhagen, 1744. 570 S.

Siegesbeck J. G. Primitiea Florae Petropolitanae sive Catalogus Plantarum tam indeigenarum quam exoticarum, quibus instructus suit Hortus Medicus Petriburgensis per annum 1736. Rigae, 1736. 111 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 XI 1999

SUMMARY

The information about past, present and perspectives of the development of scientific, cultural, educational activities, as well as the economical aspects of life of the Botanical Garden are presented in the article.

УДК 561 : 581.9 (571.663)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 6

© Л. Ю. Буданцев

ОСТАТКИ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ С ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА)

L. Yu. BUDANTSEV. THE REMAINS OF FOSSIL PLANTS FROM BERING ISLAND (KOMANDOR ISLANDS)

Описан небогатый комплекс ископаемых позднеэоценовых растений из вулканогенных осадочных отложений, представленный остатками хвойных и цветковых. Выявлена его таксономическая близость с другими близкими по возрасту флорами Камчатки умеренного облика и хвойно-широколиственного состава, что не подтвердило высказанного некоторыми авторами суждения о принадлежности «берингийских» растений к термофильной флоре эпохи палеогенового климатического оптимума.

Ключевые слова: ископаемые растения, Командорские о-ва.

Северо-восток России в настоящее время является одним из наиболее полно и подробно исследованных в палеоботаническом отношении регионов Северной Азии. Богатейшие комплексы ископаемых палеогеновых растений, в частности, обнаружены и собраны на западе и северо-западе Камчатки. Их изучение показало сложный путь палеофлорогенеза, на отдельных этапах которого происходили заметные изменения в систематическом составе и композиционных особенностях конкретных палеофлор. Вековая динамика палеогеографии, морские трансгрессии и регрессии, эпохи активного, в том числе наземного, вулканизма — все это приводило к крупным флуктуациям палеоклимата как важнейшего фактора эволюции биоты и открывало пути для межрегиональных миграций растений.

Большинство местонахождений ископаемых палеогеновых растений на Камчатке связано с толщами конгломератов, песчаников, алевролитов и вулканических образований континентальной части разреза, выходящих на дневную поверхность преимущественно вдоль западного побережья полуострова. На восточном же побережье преобладают морские осадки, практически лишенные остатков ископаемых растений. Лишь на о-ве Карагинском и Командорских о-вах известны редкие их находки (Челебаева, Ахметьев, 1983).

Летом 1982 г. мне и моим коллегам Т. В. Гендельс и Е. Р. Мохову удалось проделать полевой маршрут по о-ву Беринга с целью поисков и сборов ископаемых растительных остатков. Нашим путеводителем была книга О. А. Шмидта (1978), посвященная геологическому строению Командорских о-вов. В ней приведен небольшой список ископаемых растений, собранных в разных пунктах острова. По определениям М. А. Ахметьева он включает *Abies* sp., *Pinus trifoliata* Heer, *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Heer, *Thuja* sp., *Ilex* sp. (?), а также, возможно, *Metasequoia*, *Cryptomeria*, *Taxus*, *Araucarites*. Коллекция остатков этих растений позднее была любезно передана мне М. А. Ахметьевым (полевые номера образцов 1, 2, 8б, 9/5, 9/6, 335, 339, 355, 555).

По данным Шмидта (1978), палеогеновый разрез Командорских о-вов образован в основном отложениями вулканического происхождения, подразделенными (снизу вверх) на командорскую серию (свиты: преображенская, гаванская, гавриловская, полуденная) и никольскую свиту. Большинство растительных остатков происходят из слоев полифациальной никольской свиты, представленных тонкими туфами, туффитами и тефроидами. Не останавливаясь на обосновании стратиграфии и геологического возраста этих слоев, отмечу, что Шмидт без особой уверенности относил их к позднему олигоцену—раннему миоцену. Не внесли определенности и последующие работы (Решения..., 1982; Челебаева, Ахметьев, 1983; Крашенинников и др., 1988). Тем не менее наиболее обоснован, на мой взгляд, вывод о позднеэоценовом возрасте слоев с растительными остатками, сделанный М. А. Ахметьевым и А. И. Челебаевой на основе сравнения флористического комплекса с о-ва Беринга с позднеэоценовыми флорами Западной Камчатки.

На западе Камчатки определенно к позднему эоцену относятся вулканогенные отложения кинкильской серии, морские слои ковачинской свиты и угленосная иргирнинская свита. Все эти толщи содержат богатые и разнообразные комплексы ископаемых растений, отличающиеся между собой по таксономическому составу, но принадлежащие одному типу мезофильной умеренной флоры (Буданцев, 1997). Основными ботаническими ландшафтами были лесные хвойно-широколиственные долинные и прибрежно-морские формации. Их отличительной чертой являлось повсеместное участие большой и систематически разнообразной группы хвойных. Действительно, если в не менее богатых флорах позднего палеоцена—среднего эоцена встречено большое число отпечатков облиственных побегов и стробилов, принадлежащих почти исключительно видам из родов *Metasequoia*, *Taxodium*, реже *Glyptostrobus* (около 2 % от общего числа видов), то во флорах позднего эоцена хвойные входили в число доминантов и занимали уже до 40 % видового состава. Таксономическое разнообразие также несравненно выше за счет появления новых видов родов *Abies*, *Pinus*, *Picea*, *Larix* (*Pinaceae*), *Torreya*, *Taxus* (*Taxaceae*), *Sequoia*, *Cryptomeria*,

Cunnighamia, *Sciadopitys* (*Taxodiaceae*), *Thuites* (*Cupressaceae*) и др. (Челебаева, 1991; Буданцев, 1997). Забегая вперед, можно отметить, что в берингийском комплексе хвойные были также в числе доминантов.

Тафономической особенностью захоронения растительных остатков в морских слоях является, как правило, отсутствие их скоплений и послойного распределения. Обычно остатки встречаются либо в конкрециях, либо в виде редких диффузных включений в горную породу. Растения целиком или их части выносятся в море с суши водными потоками или заносятся ветром и более или менее долгое время подвергаются механическому и химическому воздействию морской воды. В результате вероятность захоронения имеют наиболее прочные органы и ткани растений. Отсюда заметная сепарация ископаемых растений в захоронениях по признаку их устойчивости к переносу в морской среде. Поэтому неудивительно, что среди растительных остатков из морских отложений преобладают жесткие и кожистые листья, деревянистые плоды, древесины и т. д. Эта особенность характерна и для остатков растений на о-ве Беринга.

Наш пеший полевой маршрут пролегал от бухты Кислой мимо мыса Толстого на юго-восточном побережье острова до бухты Лисинской на юго-западе; далее вдоль восточного берега от бухты Передовой мимо мысов Командор, Буян, Старогаванский к пос. Никольское. В береговых обнажениях выходят преимущественно плотные вулканогенные породы, образующие крутые до отвесных высокие обрывы. Эти же породы обнажаются на морском дне во время отлива. Собранные нами остатки растений сохранились в гальке и валунах тонкозернистых алевролитов и туфовых песчаников пляжной зоны и встречаются спорадически и крайне редко. Пришлось осматривать и раскалывать многие сотни образцов перед каждой находкой растительного отпечатка. Отпечатки листьев особенно хвойных пород, как правило, хорошей сохранности, часто покрыты углистой пленкой.[1] На более крупных отпечатках листьев цветковых растений не всегда удается рассмотреть детали жилкования, что затрудняет определение их систематической принадлежности.

В исследованной мною коллекции содержится более 100 отпечатков листьев и облиственных побегов, из которых 80 принадлежат хвойным и 16 — цветковым растениям. Их изучение позволило определить следующие ископаемые растения.

Сем. *Pinaceae*

Pinus kovatschensis Budants.
(табл. I, *8*, *9*)

1997, Тр. БИН РАН, 19 : 46, табл. 3, *7—9*; табл. 13, *3a*, *4a*.

Сохранились 2 отпечатка укороченных трехвойных побегов. Брахибласты короткие, слабо утолщенные, хвои тонкие, более 5 см дл., узкие, до 1 мм шир., уплощенно-трехгранные. Этими же признаками характеризуются остатки сосны *P. kovatschensis* из позднеэоценовых морских отложений ковачинской свиты с р. Напана и угленосных слоев иргирнинской свиты бухты Подкагерной на Западной Камчатке.

Кол. БИН 1185, обр. 31, 32.

Сем. *Taxodiaceae*

Sequoia affinis Lesq.
(табл. I, *1—7*)

S. affinis Lesq. 1874, U. S. Geogr. and Geol. Surv. Terr., Ann. Rep.: 310; id. 1878, Rep. U. S. Geol. Surv. Terr. 7 : 75, pl. 7, 3—5; pl. 65, 1—4; Chaney, 1950 (1951),

[1] Попытки получить эпидермальные препараты, предпринятые И. Н. Свешниковой, к сожалению, не дали результата.

Transact. Amer. Philos. Soc., new ser., 40, 3 : 213, pl. 1, 2, pl. 3, *2—4*, pl. 4, *3*, *4*, *7*, pl. 6, *6*, pl. 7, *7—9*, *12*, pl. 8, *10*, pl. 12, *3*, *4*; MacGinitie, 1953, Carnegie Inst. of Washington Publ. 599 : 85, pl. 16, *1—3*, pl. 17, *1*; Буданцев, 1997. Тр. БИН РАН, 19 : 51, табл. 8, *7*, табл. 9, *1—8*, табл. 10, *1—5*.

В коллекции обнаружено более 50 отпечатков фрагментов облиственных побегов 2 типов: с декуссатно расположенными плоскими хвоями (табл. I, *1*, *2*) и с хвоями шиловидными с расширенными основаниями и отогнутыми верхушками (табл. I, *3—7*). Этот вид секвойи имел широкое распространение в палеогеново-неогеновых флорах западных штатов США, показывая стойкие диагностические признаки, в том числе наличие 2 типов облиственных побегов, сближающие его с современным видом *S. sempervirens* (Lamb.) Endl. Кстати, этот признак, по мнению R. Chaney (1950), отличает *S. affinis* от другого, не менее широко распространенного в третичной Европе вида — *S. lagsdorfii* (Brongn.) Heer. На Западной Камчатке *S. affinis* входила в состав позднеэоценовых богатых лесных широколиственных формаций на прибрежно-морских равнинах, в том числе в зонах активного наземного вулканизма (Буданцев, 1997). На североамериканское миграционное происхождение этого вида указывает практически полное отсутствие секвой в более древних палеофлорах северо-восточной Азии, в которых с конца позднего мела господствовали виды метасеквой.

Кол. БИН 1185, обр. 3, 4, 17, 18, 20, 23, 24, 26, 27а, б, 29, 40—81.

Сем. *Cupressaceae*

Thuites napanensis Budants.
(табл. II, *1—15*)

1997, Тр. БИН РАН, 19 : 53, табл. 14, *1—12*, табл. 15, *3*.

Сохранилось около 20 отпечатков ветвящихся облиственных побегов, показывающих разные типы листорасположения: плотное попарно супротивное с прилегающими верхушками треугольных листьев (табл. II, *14*, *15*) и более рыхлое с отогнутыми верхушками почти шиловидных листьев (табл. II, *1*, *10—12*). В первом случае хорошо заметны продольные срединные ребра на спинной стороне листьев.

Мне уже приходилось обосновывать принадлежность «туевидных» побегов с Западной Камчатки к искусственному роду *Thuites* из-за сочетания у ископаемых остатков морфологических признаков нескольких более или менее близких современных родов кипарисовых (Буданцев, 1997). Отпечатки с о-ва Беринга показывают еще большую побеговую изменчивость и включают отдельные признаки родов *Thuja* и *Libocedrus* (побеги с плотным попарно супротивным черепитчатым листорасположением), *Thujopsis* и *Chamaecyparis* (побеги с более рыхлым листорасположением, почти шиловидными листьями с отстоящими верхушками).

Представители сем. кипарисовых имели довольно широкое распространение в палеогеновых от позднего эоцена и неогеновых до плиоцена включительно флорах на Северо-Востоке и Дальнем Востоке Азии, в том числе на Восточной Камчатке (*Thuja kamtschatica* Cheleb.) (Челебаева, 1978).

Кол. БИН 1185, обр. 1, 10а, 21, 82—99.

Сем. *Taxaceae*

Torreya kamtschatica A. Pojark.
(табл. I. *10—13*; II, *16*)

1963, в Вчерашняя, Бот. журн. 48, 7 : 1024, табл. 1, *3*, рис. 1; Буданцев, 1997, Тр. БИН РАН, 19 : 47, табл. 4, *1—3*, *5*, *6*.

В нескольких точках собрано 10 отпечатков отдельных почти полных плоских хвой, часто более или менее серповидно изогнутых, от 3.0 до 6.5 см дл., и 1.5—3.0 мм шир., более суженных к основанию, чем к острой верхушке, оканчивающейся

коротким остроконечием, заметным, правда, не на всех отпечатках. Листья гипостоматные, устьица собраны на нижней поверхности в 2 отчетливых полосы по обе стороны от центральной жилки (табл. I, *11*, *13*). На верхней поверхности устьичные полосы проступают в виде тонких ребер. При сильном увеличении заметны очертания вытянутых вдоль прямостенных (?) клеток эпидермы. Основания хвой низбегают к короткому черешку.

По морфологическим признакам ископаемый вид проявляет сходство с современным *T. californica* Torr. (табл. I, *14*, *15*). Отпечатки с о-ва Беринга немного отличаются от типовых ископаемых листьев с Западной Камчатки более вытянутой в длину формой листовых пластинок.

T. kamtschatica известен из нескольких местонахождений на западном побережье Камчатки, в том числе в позднеэоценовых вулканогенных слоях кинкильской серии у мыса Дальнего и на р. Пылгаваям. Но до сих пор это были преимущественно отпечатки облиственных побегов, имеющих больше диагностических признаков, чем разрозненные листья, и это не дает абсолютной уверенности в отнесении описываемых листьев к названному виду.

Кол. БИН 1185, обр. 2, 19, 25, 33—39.

Сем. *Aceraceae*

Acer sp.
(табл. III, *3*)

Фрагмент крылатки с крупным яйцевидным орешком около 15 мм дл. и 10 мм в поперечнике. Крыло мощное, с плотным жилкованием.

В эоценовой флоре Западной Камчатки описано преимущественно по остаткам листьев несколько видов клена, в том числе *A. kinkilense* Budants. из вулканогенных слоев кинкильской свиты с 5-лопастными листьями и мощными крылатками. Он, вероятно, принадлежал к группе широко распространенных на севере Пацифики ископаемых крупноплодных кленов, сближаемых с современными видами секции *Eriocarpa* (Rafinesque) Murray (Буданцев, 1997). Виды кленов входили в число доминантов камчатской палеофлоры от ее наиболее ранних палеогеновых проявлений во второй половине палеоцена (*Acer arcticum* Heer) до плиоцена включительно.

Кол. БИН 1185, обр. 100.

Genera et species incertae sedis

Macclintockia kovatschensis Budants.
(табл. III, *1*, *2*)

1990, Бот. журн. 75, 6 : 855, табл. I—V, рис. 1; он же, 1997, Тр. БИН РАН, 19 : 97, табл. 69, *1*, табл. 70, *1—4*, табл. 71. *1*, *2*, табл. 72, *1—6*.

Встречено несколько фрагментов некрупных листьев (приведено изображение наиболее полного из них — табл. III, *1*, *2*). Листья кожистые, цельнокрайные, эллиптической формы, с притупленно-острой верхушкой и ширококлиновидным основанием. Жилкование пальчато-перистое с более мощными срединной и боковыми базальными жилками, проходящими в верхнюю половину пластинки, где они петлевидно соединяются с короткими вторичными жилками. Близко к краю пластинки проходит тонкая продольная жилка, образующая ряд более или менее ровных петель, соединяющих окончания внешних ответвлений базальных жилок (табл. III, *2*). Жилки более высоких порядков образуют угловатую сеть с отчетливыми замкнутыми ареолами. Все эти признаки бесспорно указывают на принадлежность берингийских отпечатков роду *Macclintockia*, одному из наиболее загадочных вымерших таксонов

цветковых растений, систематическое положение которого до сих пор не установлено. В западно-камчатском палеогене *Macclintockia* встречена почти исключительно в морских слоях ковачинской свиты верхнего эоцена. К этому же виду следует отнести, вероятно, и отпечатки листьев *Kibessia beringiana* Cheleb. et Akhmet. (*Melastomaceae*), описанные с о-ва Беринга и верховьев р. Лесной на Западной Камчатке по экземплярам худшей сохранности (Челебаева, Ахметьев, 1983).

Кол. БИН 1185, обр. 5—9, 13, 16.

Dicotylophyllum beringianum (Cheleb. et Akhmet.) Budants.
(табл. III, *4*, *5*)

Dicotylophyllum beringianum (Cheleb. et Akhmet.) Budants. comb. nov. — *Pittosporum beringianum* Cheleb. et Akhmet. 1983, Палеонт. журн. 1 : 126, табл. 12, *6*; рис. 5.

Leaves palmate-compound, leaflets lanceolate in outline with short petioles, narrow cuneate bases, acute apex, serrate margins. Venation pinnate: a single primary vein thicker than secondary veins.

На единственном отпечатке листа из верхов командорской серии, описанном А. И. Челебаевой и М. А. Ахметьевым (1983), сохранилась его нижняя цельнокрайная часть, что не позволяло, по мнению авторов, судить о характере края целых листьев. Авторы ошибочно приняли сложнопальчатый лист за листовую мутовку, что ясно видно на берингийских образцах в нашей коллекции. В нашем распоряжении оказалось несколько отпечатков пальчато-сложных листьев с 3 или 2 листочками ланцетовидной формы с узкоклиновидным основанием и острой верхушкой, по краю прижато-зубчатых. Листочки короткими черешками прикрепляются к рахису. Срединные жилки заметно толще боковых, плохо различимых на отпечатках. Таким образом, определенно не подтвердилась принадлежность этих листьев роду *Pittosporum*, хотя установить их систематическую принадлежность пока не удается. Среди современных таксонов некоторое сходство по основным морфологическим признакам имеют пальчато-сложные листья некоторых видов из родов *Acanthopanax* и *Eleutherococcus* (*Araliaceae*) с 7—5—3 ланцетовидными листочками, зубчатыми в верхней половине, с мощными срединными и очень тонкими боковыми жилками. Однако форма краевых зубцов и верхушек листочков заметно отличаются от таковых у ископаемых листьев.

Кол. БИН 1185, обр. 11, 12, 101.

Dicotylophyllum «cedrelafolium»
(табл. III, *6—8*)

Под этим названием мною были описаны отпечатки цельнокрайных преимущественно мелких листьев, возможно листочков, овальной и ланцетовидной формы с сильными срединными и тонкими боковыми жилками из вулканогенных слоев кинкильской серии на Западной Камчатке (Буданцев, 1997 : 99, табл. 15, фиг. *1—10*). Берингийские отпечатки худшей сохранности, но имеют сходные признаки (форма пластинки, цельный край, характер жилкования). Ни в том, ни в другом случаях не удается установить более точное их систематическое положение.

Кол. БИН 1185, обр. 102—104.

Таким образом, в список комплекса ископаемых растений о-ва Беринга можно включить следующие таксоны:

Pinus kovatschensis Budants., *Sequoia affinis* Lesq., *Thuites napanensis* Budants., *Torreya kamtschatica* A. Pojark., *Acer* sp., *Macclintockia kovatschensis* Budants., *Dicotylophyllum beringianum* (Cheleb. et Akhmet.) Budants., *D. «cedrelafolium»*.

Несмотря на небольшое число видов, берингийский флористический комплекс весьма показателен, так как представлен хорошо известными в камчатской палеофлоре таксонами.

Интерпретируя состав «берингийского» комплекса (растения с о-ва Беринга и о-ва Карагинского), Челебаева и Ахметьев (1983) предполагали его принадлежность к термофильным флорам эпохи палеогенового климатического оптимума, в которые входили пальмы, лавровые, бобовые, миртовые и другие представители субтропических и тропических групп растений (Буданцев, 1983; Челебаева, 1997). Это предположение основывалось на определении в составе комплекса таксонов из семейства *Melastomaceae* (*Pternandra*, *Kibessia*) и *Pittosporaceae* (*Pittosporum*), которое, как показано выше, не подтвердилось. Теперь определенно установлено, что климатический оптимум завершился раньше, чем началось накопление осадков в ковачинском море и вулканогенных отложений на западе и востоке Камчатки, включая Командорские о-ва, с которыми связано существование «берингийского» комплекса. К этому времени камчатская палеофлора вступила в новую фазу развития, когда в ее составе практически не осталось термофильных растений и полное господство стало принадлежать мезофильным широколиственным листопадным деревьям и кустарникам при заметном участии разнообразных хвойных. На этом этапе произошли крупные изменения основных параметров палеоклимата, в частности заметное понижение среднегодовой температуры. По нашим расчетам количественных показателей климата на Камчатке в позднем эоцене с помощью компьютерного CLAMP-анализа, среднегодовая температура в иргирнинскую эпоху составляла 7.6 °С, температура самого холодного месяца 0.9 °С против соответственно 15.8 и 10.9 °С в предшествовавшей среднеэоценовой флоре «чемурнаутского» этапа в эпоху палеогенового климатического оптимума (Буданцев, 1997).

В «постоптимальной» флоре на Западной Камчатке (кинкильский, ковачинский и иргирнинский комплексы) в число доминантов входили помимо хвойных из родов *Pinus*, *Abies*, *Metasequoia*, *Thuites* представители лесообразующих широколиственных видов из родов *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Platanus*, *Ulmus*, *Fagus*, *Alnus*, *Populus*, *Acer* и др. Дериваты термофильной флоры — виды из родов *Ternstroemites* (*Theaceae*), *Firmiana* (*Sterculiaceae*), *Euphorbiophyllum* (*Euphorbiaceae*), *Alangium* (*Alangiaceae*), *Musophyllum* (*Musaceae*), — не имели широкого распространения.

Комплекс ископаемых растений с о-ва Беринга не содержит новых элементов, которые не были бы известны в позднеэоценовой западно-камчатской флоре на«иргирнинском» этапе ее развития, завершившим процесс палеогенового флорогенеза в регионе. «Берингийский» палеофлористический комплекс, как мне представляется, показал широкое распространение мезофильной хвойно-широколиственной флоры на востоке Северной Азии, не подтвердив существования термофильной флоры на тихоокеанском побережье Камчатки в позднем эоцене, как это предполагалось ранее.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 99-04-49862).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 154 с.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки. СПб., 1997. 115 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 19).

Крашенинников В. А., Серова М. Я., Басов И. А. Стратиграфия и планктонные фораминиферы палеогена высоких широт Тихого океана. М., 1988. 120 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 429).

Решения 2-го Межведомственного стратиграфического совещания по мелу, палеогену и неогену Корякского нагорья, Камчатки, Командорских островов и Сахалина (Петропавловск-Камчатский, 1974) // Объяснительная записка к стратиграфическим схемам. Петропавловск-Камчатский, 1982. 131 с.

Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки. М., 1978. 155 с.

Челебаева А. И. Флористическая характеристика снатольского и ковачинского горизонтов // Эоцен Западной Камчатки. М., 1991. С. 49—63. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 467).

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки // Тр. ГИН РАН. 1997. Вып. 488. С. 83—102, 141—247.

Челебаева А. И., Ахметьев М. А. Покрытосеменные *Pittosporaceae* и *Melastomaceae* в эоцене Камчатки и острова Беринга // Палеонтол. журн. 1983. № 1. С. 120—127.
Шмидт О. А. Тектоника Командорских островов и структура Алеутской гряды. М., 1978. 100 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 320).
Chaney R. W. A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western North America based on the recent discovery of *Metasequoia* // Trans. Amer. Philos. Soc., new ser. 1950 (1951). Vol. 40. Pt 3. P. 171—239.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 XII 1999

SUMMARY

A poor assemblage of fossil coniferous and flowering plants of the Middle Eocene from volcanoclastic sedimentary rocks is described. Its taxonomic closeness is discovered with adjacent floras of moderate appearance and coniferous-broadleaved composition of Kamchatka. This does not confirm an opinion shared by some authors about belonging of «Beringian» plants to thermophilic flora of the paleogene climatic optimum.

УДК 582.394.72

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 6

© Е. М. Арнаутова

ИЗУЧЕНИЕ ГАМЕТОФИТА ПАПОРОТНИКА *PLEUROSORIOPSIS* (*PLEUROSORIOPSIDACEAE*) И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА

E. M. ARNAUTOVA. THE STUDY OF FERN *PLEUROSORIOPSIS* (*PLEUROSORIOPSIDACEAE*) GAMETOPHYTE AND ITS SIGNIFICANCE FOR SYSTEMATICS OF THE GENUS

С целью уточнения систематического положения монотипного рода *Pleurosoriopsis* изучено развитие и строение его гаметофита. Отмечено, что споры *Pleurosoriopsis* билатерального типа, прорастание экваториальное, специфичное для данного рода, определено как Pleurosoriopsis-тип. Проталлий формируется по типу Kaulinia, зрелый таллом лентовидный, генеративные органы обычного типа для лептоспорангиатных папоротников. Гаметофит многолетний и способен размножаться вегетативно с помощью гемм. Вполне вероятно родство с сем. *Vittariaceae*.
Ключевые слова: папоротники, систематика, гаметофит.

Сем. *Pleurosoriopsidaceae* представлено монотипным родом *Pleurosoriopsis* Fomin с единственным видом *P. makinoi* (Maxim.) Fomin. Вид был описан в прошлом веке К. И. Максимовичем (Maximowicz, 1894) как *Gymnogramme makinoi* и позднее, учитывая признаки спорофита, выделен в отдельный род (Fomin, 1930). Таксономически род спорный, до сих пор не установлено, к какой группе лептоспорангиатных папоротников следует его относить. А. К. Фомин (Fomin, 1930), выделив новый род, отнес его к сем. *Aspleniaceae*, того же мнения придерживались C. Christensen (1938), R. C. Ching (1940) и R. Pichi Sermolli (1977). E. Copeland (1947), R. Holttum (1949), A. Tryon, R. Tryon (1990) считают, что данный род ближе к *Pteridaceae* (последние 2 автора с оговоркой: genus incertae sedis). Некоторые птеридологи относят *Pleurosoriopsis* к *Hemionitidaceae* (Holttum, 1973), *Adiantaceae* (Grabbe et al., 1975), *Polypodiaceae* (Nayar, 1977; Тахтаджян, 1986), *Grammitidaceae* (Tryon, Tryon, 1982). Причина столь большого разброса мнений — крайняя упрощенность спорофита этого маленького наскального папоротника. Работы по изучению морфологии и развития гаметофитов различных видов папоротников показывают значительное разнообразие структур генеративной фазы (Atkinson, Stokey, 1964).

С целью уточнения систематического положения спорного вида *Pleurosoriopsis makinoi* нами было изучено развитие и строение его гаметофита.

Материал и методика

Споры *Pleurosoriopsis makinoi* собраны в коллекции Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН с экземпляров, привезенных в разные годы из окрестностей г. Владивостока. Споры проращивали в лабораторных условиях в чашках Петри на жидкой питательной среде Кнопа. Чашки с посевами размещали на стойке у окна северной экспозиции, что защищало посевы от прямых солнечных лучей. Споры высевали в несколько этапов в феврале—марте. Стадию прорастания и развития молодого проталлия наблюдали на жидкой питательной среде, затем для дальнейшего нормального развития молодые гаметофиты пересаживали в чашки Петри на земляную смесь (pH около 6.5). Наблюдения и зарисовки проводили непосредственно на живом материале без предварительной фиксации. Для изучения строения генеративных органов зрелые талломы фиксировали в смеси ФАА (70%-ный этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение

Спорофит *P. makinoi* многолетний, с тонким ползучим корневищем, корневище покрыто пленчатыми волосками. Вайи очень мелкие, 3—5 см выс., дважды перисторассеченные, покрыты короткими членистыми волосками, черешки без сочленения, сорусы без индузия, линейные, сливающиеся.

Как известно, гаметофитная фаза папоротника начинается с образования споры, которая уже имеет гаплоидный набор хромосом. Споры *P. makinoi* билатеральные, однолучевые, без перины, поверхность экзоспория слегка шероховатая. Споры зеленые, содержат хлоропласты и быстро теряют всхожесть. В наших экспериментах хорошо прорастали споры, собранные не позднее чем за неделю до посева. Споры, пролежавшие в сухом помещении более 14 дней, не прорастают совсем. Первое, а нередко и второе деления споры происходят внутри спорангия (рис. 1, *1*). Прорастание экваториальное, т. е. первая клеточная перегородка проходит параллельно полярной оси споры, затем обе новые клетки делятся стенками, параллельными первой. Результатом такого деления является нить из 4—6 клеток, без ризоидов, удлиненная вдоль экваториальной оси споры, с одинаковыми базальной и терминальной клетками (рис. 1, *2*). Первый ризоид появляется через 2 недели после прорастания, и только тогда обозначаются базальный и терминальный концы проталлиальной нити (рис. 1, *3*). Такой тип прорастания не описан для других родов папоротников, хотя сходное прорастание отмечено у примитивных родов *Polypodiaceae* (тип прорастания Gleichenia согласно классификации Nayar, Kaur, 1968). В дополнение к предложенной B. Nayar, R. Kaur (1968) классификации типов прорастания нами предложен еще один — тип прорастания Pleurosoriopsis.

Дальнейшее развитие проходит по типу Kaulinia (Nayar, Kaur, 1969), т. е. в гаметофите отсутствует четко выраженная меристемная зона (рис. 1, *4*, *5*), и в результате формируется лентовидный, частично разветвленный таллом с закругленным апексом, без ясно выраженной архегониальной подушки (рис. 1, *6*).

Генеративные органы начинают образовываться через 10 мес после прорастания, к этому времени таллом становится лентовидным, в зоне архегониальной подушки появляются сложные, многоклеточные, ветвистые волоски. Клетки волосков вздутые, содержат хлоропласты.

Четкой апикальной меристемы на лопастях таллома нет, архегониальные зоны разбросаны по таллому и состоят из 2—3 слоев клеток; на них формируются

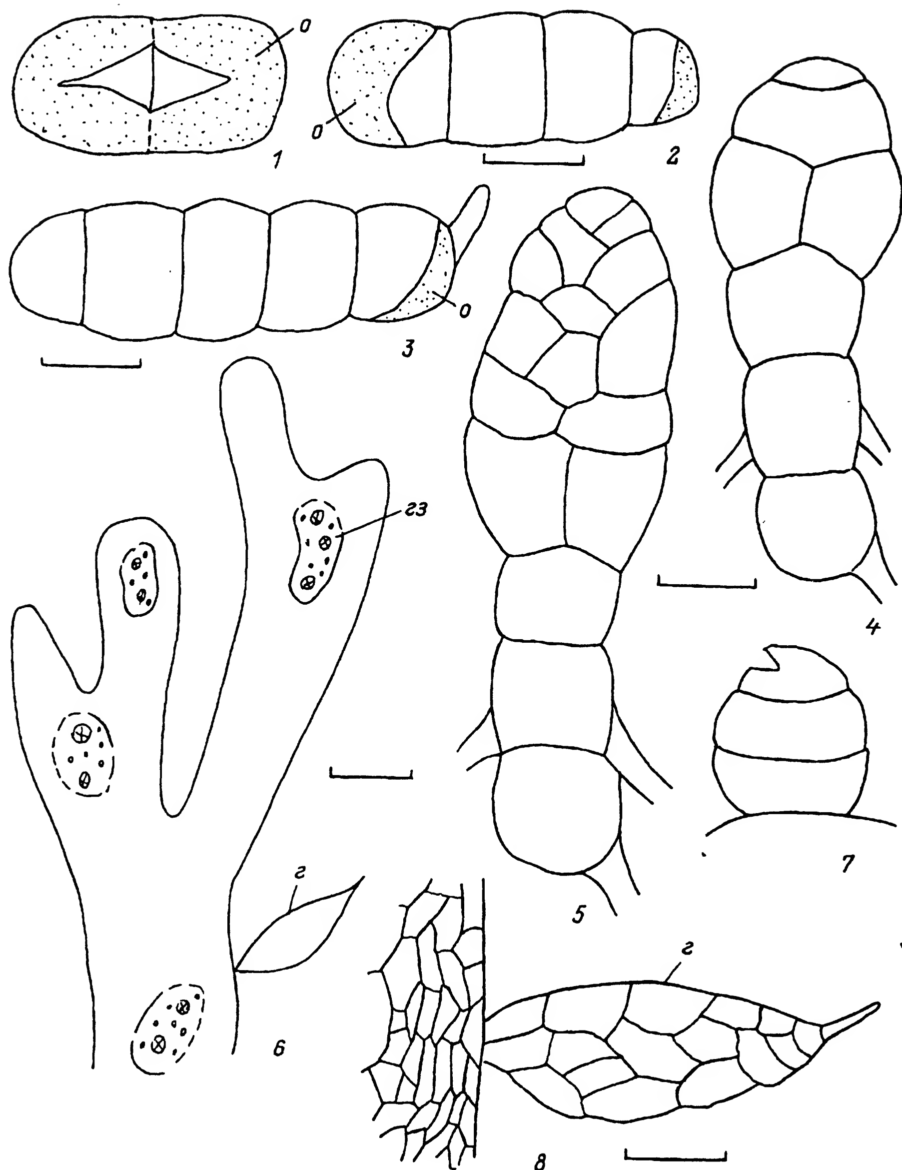


Рис. 1. Прорастание спор и развитие проталлия *Pleurosoriopsis makinoi.*

гз — генеративная зона, *г* — гемма, *о* — оболочка споры. Остальные объяснения в тексте. Масштабная линейка: *1—3* — 0.05 мм; *4, 5, 7, 8* — 0.1 мм; *6* — 0.1 см.

генеративные органы. Антеридии полусферические, состоят из 3 клеток: воронковидной базальной, кольцевой центральной и оперкулярной апикальной. Вскрывается зрелый антеридий порой на латеральной стороне оперкулярной клетки (рис. 1, *7*). Архегонии обычного типа, шейка состоит из 6—7 пар клеток, канальцевая клетка двухъядерная.

Гаметофит *P. makinoi* многолетний, и старые талломы способны вегетативно размножаться с помощью гемм (рис. 1, *8*).

Заключение

Таким образом, исследуя структуру гаметофитов *P. makinoi*, можно убедиться, что она резко отлична от таковой гаметофитов известных семейств папоротников и правомерность выделения этого папоротника в самостоятельное семейство не вызывает сомнений. Спорофит в сравнении с гаметофитом более пластичен, его структуры подверглись редукции в процессе приспособления к среде обитания. Основываясь на признаках спорофита *P. makinoi*, трудно проследить родственные связи сем. *Pleurosoriopsidaceae*, тогда как сравнительная морфология гаметофита дает большие возможности.

Сходный тип прорастания спор отмечен для нескольких семейств, в частности для примитивных родов *Polypodiaceae* (тип Gleichenia; рис. 2, *1*, *2*) и *Hymenophyllaceae* (рис. 2, *3—6*). Дальнейшее развитие проталлия у *Polypodiaceae* идет по типу Drynaria, в результате чего формируется широкосердцевидный таллом с четко обозначенной архегониальной зоной, обычный для лептоспорангиатных папоротников. Гораздо больший интерес для сравнительного анализа дает развитие таллома в сем. *Hymenophyllaceae* (тип Hymenophyllum), оно ближе всего к типу Kaulinia, но поскольку споры *Hymenophyllaceae* радиально-симметричные, развитие проталлия идет в 3 направлениях (рис. 2, *5*, *6*) и переходит в развитие по типу Kaulinia только после образования треугольной пластинки из 6—12 клеток. В дальнейшем формируется лентовидный, безмеристемный таллом (рис. 2, *7*), сходный с талломом *P. makinoi*, к тому же имеющий способность вегетативно размножаться с помощью гемм (рис. 2, *8*, *9*). По строению генеративных органов гаметофиты этих 2 семейств хорошо различимы. Представители *Hymenophyllaceae* имеют примитивные, крупные и сложные по структуре антеридии (рис. 2, *10*), тогда как антеридии *P. makinoi* 3-клеточные (рис. 1, *7*), обычного строения для лептоспорангиатных папоротников.

По строению архегониев гаметофиты в семействах *Hymenophyllaceae* и *Pleurosoriopsidaceae* мало различаются, распределение генеративных органов на талломах сходно: в обоих семействах имеется несколько архегониальных зон, но на гаметофитах *Hymenophyllaceae* антеридии могут появляться и вне генеративной зоны.

Все эти признаки свидетельствуют о несомненном родстве семейств *Hymenophyllaceae* и *Pleurosoriopsidaceae*, но примитивное строение антеридия *Hymenophyllaceae* и наличие многоклеточных волосков на талломах *Pleurosoriopsidaceae* (как считает A. Stokey (1960), многоклеточные волоски гаметофита — один из индикаторов филогении) позволяют предположить, что сем. *Hymenophyllaceae* древнее по происхождению.

Если учитывать строение зрелого гаметофита, более близкими оказываются представители сем. *Vittariaceae*. Гаметофиты этого небольшого тропического семейства пока изучены недостаточно. Но по имеющимся сведениям (Goebel, 1888; Troll, 1932), *Vittariaceae* имеют такой же лентовидный многомеристемный таллом с разбросанными по нему генеративными зонами. Строение генеративных органов также сходное. Известно и о вегетативном размножении гаметофитов с помощью гемм. Споры *Vittariaceae* (могут быть и билатеральные, и радиальные) имеют полярное прорастание (а не экваториальное, как у *Pleurosoriopsis makinoi*), т. е. первое деление споры идет параллельно экваториальной плоскости споры, отделяя с проксимальной стороны мелкую инициаль первого ризоида. Более крупная по размеру проталлиальная инициаль после этого делится параллельными перегородками, формируя проталлиальную нить (рис. 2, *11*, *12*). Затем, после продольного деления нескольких апикальных клеток, формируется лопатчатая безмеристемная пластинка удлиненной формы с закругленным апексом. Дальнейшее развитие идет по типу Kaulinia, как и у Pleurosoriopsis. Зрелые талломы у представителей этих семейств трудно различимы, и можно говорить о вероятном родстве семейств *Vittariaceae* и *Pleurosoriopsidaceae*.

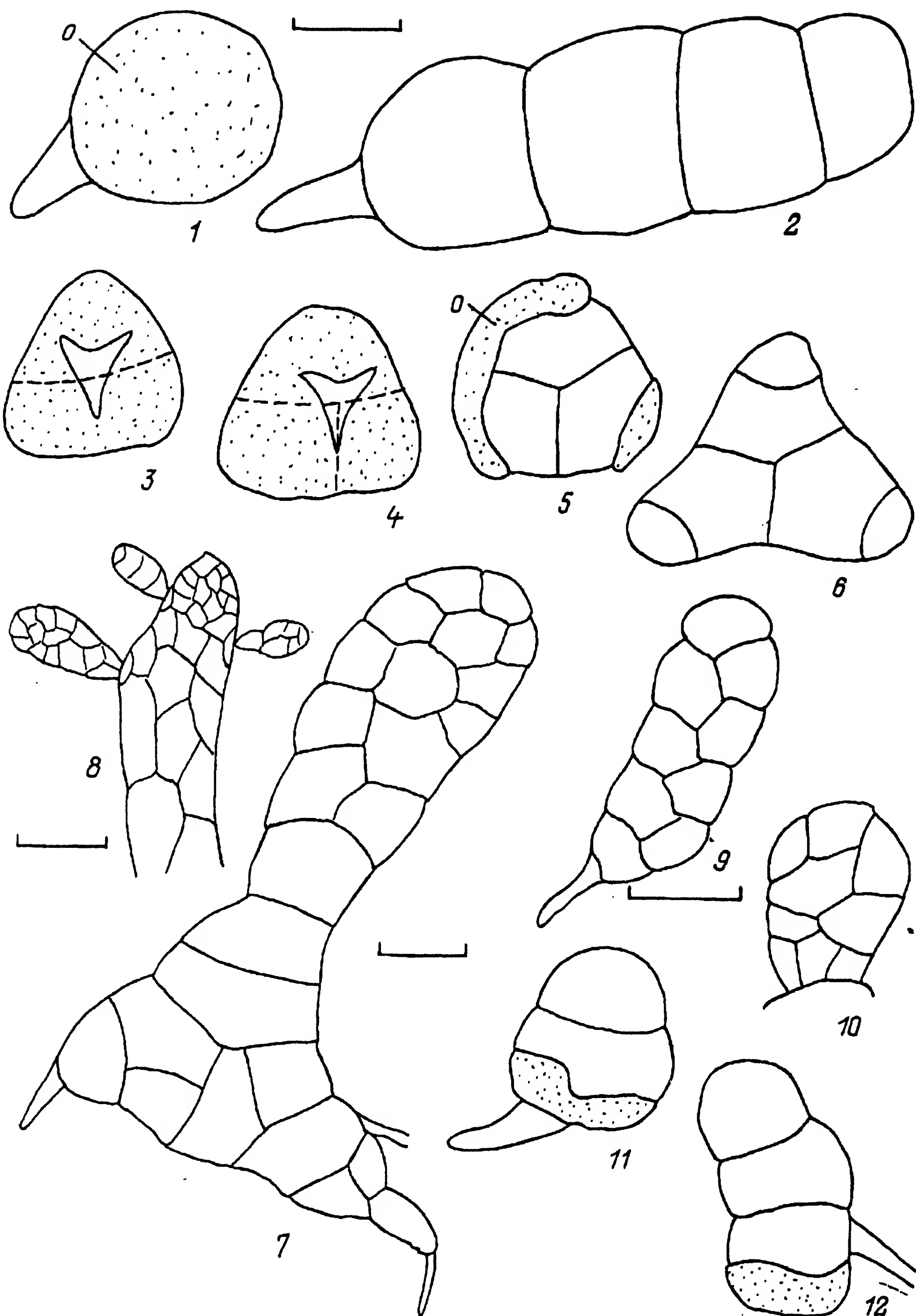


Рис. 2. Прорастание спор и развитие проталлия в семействах *Polypodiaceae* (*1*, *2*), *Hymenophyllaceae* (*3—10*) и *Vittariaceae* (*11*, *12*).

Обозначения те же, что и на рис. 1. Объяснения в тексте. Масштабная линейка: *1—6* — 0.05 мм; *7*, *8* — 0.1 см; *9—12* — 0.1 мм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Atkinson L. R., Stokey A. G. Comparative morphology of homosporous ferns // Phytomorphology. 1964. Vol. 14. N 1. P. 51—70.

Ching R. C. On natural classification of the family *Polypodiaceae* // Sunyatsenia. 1940. Vol. 5. N 4. P. 201—268.

Christensen C. Filicinae // Manual of pteridology. Copenhagen, 1938. P. 522—550.

Copeland E. W. Genera filicum // Chron. Bot. Co. 1947. 247 p.

Coebel K. Morphologische und biologische Studien. II. Zur Keimungs — Geschichte einiger Färne // Ann. Jard. Bot. Buit. 1888. Bd 7. S. 74—119.

Grabbe A. C., Jermy J. A., Mickel J. T. A new generic sequence for the pteridophyte herbarium // Fern Gaz. 1975. Vol. 11. N 1-2. P. 141—162.

Fomin A. Ueber die *Anogramma Makinoi* H. Christ // Вісн. Київ. бот. саду. 1930. N 9. S. 8—9.

Holttum R. E. The classification of ferns // Biol. Rev. 1949. Vol. 24. N 3. P. 267—294.

Holttum R. E. Pteridophyta // A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1973. P. 920.

Maximowicz C. Gymnogramme Makinoi Maxim // Bot. Mag. Tokyo. 1894. Vol. 8. P. 481—482.

Nayar B. K. On the gametophytes of *Pleurosoriopsis makinoi* // J. Jap. Bot. 1977. Vol. 52. N 4. P. 107—110.

Nayar B. K., Kaur S. Spore germination in homosporous ferns // J. Palyn. 1968. Vol. 4. P. 1—14.

Nayar B. K., Kaur S. Types of prothallial development in homosporous ferns // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. N 2. P. 179—188.

Pichi Sermolli R. E. G. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi // Webbia. 1977. Vol. 31. N 2. P. 313—512.

Stokey A. G. Multicellular and branched hairs on the fern gametophyte // Amer. Fern. J. 1960. Vol. 50. N 1-4. P. 78—87.

Troll W. Brutkörper bildende Prothallien bei *Antrophyum callaefolium* Bl. // Flora. 1932. Bd 126. S. 371—379.

Tryon A. F., Tryon R. M. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. New York, 1982. 689 p.

Tryon A. F., Tryon R. M. Pteridaceae // K. Kubitzki. The families and genera of vascular plants. London etc. 1990. Vol. 1. P. 462—491.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XI 1999

SUMMARY

The development and structure of gametophyte is investigated to specify the systematic position of species *Pleurosoriopsis*. It is shown that spores of *Pleurosoriopsis* are of bilateral type. The germination is of equatorial-type, specific to the given species, is identified as Pleurosoriopsis-type. Prothallial development of the Kaulinia-type. The adult prothallus is ribbon-like, elongated, sex organs are of the common Leptosporangiate-type. Vegetative reproduction of the adult thallus takes place by the production of gemmae. The affinity with family *Vittariaceae* is quite likely.

УДК 069.51 : 582.982 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 6

© Н. Н. Имханицкая

РАСТЕНИЯ СЕМЕЙСТВА *CUCURBITACEAE* В КОЛЛЕКЦИЯХ А. ШАМИССО И И. Ф. ЭШШОЛЬЦА, ХРАНЯЩИХСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, LE)

N. N. IMKHANITSKAYA. THE *CUCURBITACEAE* PLANTS IN A. CHAMISSO AND J. F. ESCHSCHOLTZ COLLECTIONS KEPT IN THE V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE HERBARIUM (ST. PETERSBURG, LE)

Изложены результаты ревизии гербарных материалов *Cucurbitaceae* в LE (включая так называемый «академический» гербарий) (22 листа), собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем во время кругосветного плавания (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу, а также Шамиссо в Швейцарии и Германии. Приведен аннотированный список из 15 видов, подвидов и разновидностей, относящихся к 12 родам подсем. *Cucurbitoideae* (в том числе *Marah* и *Zehneria*), с указанием синонимов, исследованных гербарных экземпляров и сведений о местонахождении и дате сбора растений. Гербарные образцы *Marah fabaceus*, собранные Шамиссо и Эшшольцем близ Президио Сан-Франциско (Калифорния, октябрь 1816 г.) и не идентифицированные ими, — первая коллекция этого вида и рода *Marah*.

Ключевые слова: *Cucurbitaceae*, список таксонов, гербарные коллекции А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольца.

Нами было продолжено начатое ранее (Имханицкая, 1996а—г, 1998) изучение уникальных гербарных коллекций двух выдающихся ученых и путешественников первой половины прошлого века А. Шамиссо (Adelbert von Chamisso, 1781—1838) и И. Ф. Эшшольца (Johann Friedrich Gustav Eschscholtz, 1793—1831), хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН, LE) и представляющих для ботаников большой научный интерес.

В настоящей работе изложены результаты научной обработки гербарных материалов по сем. *Cucurbitaceae*, собранных более 180 лет назад Шамиссо и Эшшольцем в русском кругосветном плавании (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу, а также Шамиссо в его ботанических экскурсиях по Швейцарии и Германии до этого путешествия и в Берлинском ботаническом саду после возвращения в Берлин из кругосветной экспедиции.

Указанные материалы сем. *Cucurbitaceae* были извлечены нами из основных фондов Общего сектора Гербария LE, включая так называемый «академический» гербарий, а также из еще неразобранного и не определенного до семейства гербария Шамиссо («Hb. Cham.»), собранного им в кругосветном плавании и поступившего в БИН в 1931 г. из Ботанического музея Академии наук (Имханицкая, 1996а).

Сем. *Cucurbitaceae* представлено в коллекциях Шамиссо и Эшшольца 22 гербарными листами, относящимися к 15 видам, подвидам и разновидностям из 12 родов подсем. *Cucurbitoideae*. Половина из них (11) собрана участниками кругосветного плавания в Калифорнии (Сан-Франциско), на островах Тихого океана и в Южной Африке. Они принадлежат к 5 таксонам из родов *Lagenaria*, *Luffa*, *Marah*, *Momordica* и *Zehneria*, 2 из которых (*Marah fabaceus* и *Zehneria scabra* subsp. *scabra*) дикорастущие растения, остальные — с древнейших времен широко культивируемые и часто натурализовавшиеся в тропических областях Старого Света виды.

Гербарные образцы, собранные во время кругосветного путешествия, не были идентифицированы Шамиссо и Эшшольцем даже до семейства. Некоторые из них позднее были определены O. Degener (1935 г.; *Lagenaria*), E. D. Merrill (VI 1936 г.; *Momordica*), а также A. Cogniaux (*Momordica*); последний в монографии тыквенных (Cogniaux, 1881) в перечне изученных им гербарных материалов *Momordica charantia* указал 2 образца этого вида, собранные Шамиссо в Маниле и на Марианских о-вах [о-в Гуам]. Других сведений об этом семействе в коллекции Шамиссо в литературе нет. Гербарные материалы *Cucurbitaceae*, собранные в кругосветном плавании, ранее не обрабатывались ботаниками. В статьях, публиковавшихся по материалам кругосветного путешествия Шамиссо и D. Schlechtendal в течение 10 лет (с 1826 по 1836 г.)

в журнале «Linnaea» (Bd 1—10) под общим титулом «De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis...», отсутствует даже упоминание этого семейства.

Хотя по сборам путешественников так и не были обнародованы или намечены к описанию в гербарии новые для науки таксоны, ранее не публиковавшиеся гербарные материалы этого семейства, и в частности относящиеся к роду *Marah*, заслуживают внимания современных ботаников, представляя для них, однако, в настоящее время скорее исторический интерес.

Шамиссо и Эшшольц были первыми ботаниками из всех до них посетивших гавань Св. Франциска (Сан-Франциско) (A. Menzies, XI 1792 и Г. И. Лангсдорф, IV—V 1806; Howell, 1949; Thomas, 1961, 1979; Комиссаров, 1975), которые собрали в течение одного месяца (октябрь 1816 г.) на холмах и дюнах близ Президио (ныне г. Сан-Франциско) действительно значительную гербарную коллекцию (70 видов), а также семена многих (большей частью им неизвестных) видов и родов калифорнийской флоры для ботанических садов, несмотря на неблагоприятное для гербаризации время года. Как предположила A. Eastwood (1944 : 17), 1816 г. был, очевидно, годом ранних дождей. Шамиссо (1986 : 112) писал в «Путешествии вокруг света»: «...местность, казавшаяся Лангсдорфу, когда он ее наблюдал [весной], цветущим садом, теперь представала перед ботаником сухим вымершим полем».

В Сан-Франциско Шамиссо и Эшшольц собрали первые экземпляры некоторых видов, которые, как оказалось впоследствии, являются самыми обычными и широко распространенными калифорнийскими растениями. Наряду с оригиналами многих таксонов (33 вида, 2 рода), позднее обнародованных как новые для науки Шамиссо; Шамиссо и Шлехтендалем; C. F. Lessing, Th. Vogel и G. Bentham (Mahr, 1932; Eastwood, 1944; Chamisso, 1983), в их коллекции были также, судя по имеющимся в LE материалам, гербарные образцы еще в то время не описанных вида и рода сем. *Cucurbitaceae*, ныне хорошо известного растения *Marah fabaceus* (Naudin) Greene (на тихоокеанском побережье Центр. Калифорнии этот вид представлен типовой разновидностью — var. *fabaceus*; см. далее). Он был первоначально обнародован французским ботаником Ch. Naudin (1859 : 154, tab. 9) под названием *Echinocystis fabacea* и им описан по культурным (!) экземплярам, выращенным в Париже из клубней, присланных из Калифорнии, а также по растениям из сада близ Клермона, полученным от Dr. Aubé. Гербарным же образцам *Marah fabaceus*, собранным Шамиссо и Эшшольцем более 180 лет назад на родине этого растения, в его естественном местообитании, суждено было вплоть до настоящего времени оставаться неизвестными ботаникам, в том числе калифорнийским, включая авторов таксономической обработки рода *Marah* (Stocking, 1955b) и «Флоры Сан-Франциско» (Howell et al., 1958). Нет сомнения в том, что эти образцы послужили бы основой для более раннего описания Шамиссо и Эшшольцем новых таксонов (рода и вида) сем. *Cucurbitaceae*, если бы они были более детально изучены ими или другими ботаниками, обрабатывающими гербарные материалы русской кругосветной экспедиции на бриге «Рюрик».

Именно гербарные сборы *M. fabaceus* Шамиссо и Эшшольца являются первой коллекцией рода *Marah* (зап. Северная Америка), опубликованного A. Kellogg (1855, Proc. Calif. Acad., ser. 1, 1 : 38. Тип: *M. muricatus* Kellogg [= *M. oreganus* (Torr. et A. Gray) Howell, 1898, Fl. N. W. Amer. 1, 2 : 239]), а не гербарные образцы *M. oreganus* J. Scouler и D. Douglas с реки Колумбия (штат Орегон, США), как предполагал K. M. Stocking (1955b : 113, 122); последние, скорее всего, были собраны, как нам удалось установить (см.: Howell, 1937; Harvey, 1947), этими шотландскими ботаниками близ устья реки Колумбия в 1825 г. во время их совместного путешествия к форту Ванкувер (Fort Vancouver) (1824—1825 гг.).

Гербарные экземпляры *Cucurbitaceae* в LE, привезенные из путешествия, сопровождаются характерными полевыми этикетками Шамиссо с пометкой «Hb. Cham.» или «Hb. Chamiss.» и обозначением места сбора. Дат на этикетках нет, за исключением образца, собранного им на о-ве Ваху в 1816 г. во время первой стоянки там

брига «Рюрик» («O Wahu 16»). Коллектор («leg. Cham.») и номер приведены лишь на 2 гербарных экземплярах с этикетками «H[erb.] G[ay]». Кроме полевых этикеток Шамиссо, на гербарных листах имеются также типографски оформленные этикетки Гербария Ботанического музея Академии наук («Herb. Acad. Petrop.» «Chamisso in itin[ere]») с указанием пункта сбора на латинском языке.

Гербарные образцы Эшшольца в LE снабжены оригинальными этикетками с указанием места сбора и фамилии («Eschscholtz», «legit Eschscholtz», «Eschsch.») и, очевидно, происходят из первого, совместного с Шамиссо, кругосветного путешествия (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик». Гербарный материал Эшшольца дублирует ботанические сборы Шамиссо, за исключением единственного образца *Luffa cylindrica* из Манилы; принадлежность последнего к коллекции Эшшольца, однако, сомнительна (см. далее). Вместе с тем нельзя исключать вероятность сбора Эшшольцем некоторых образцов *Cucurbitaceae* при повторном посещении им Сан-Франциско (27 IX—23 XI 1824) и Манилы (20 XI 1825—22 I 1826) во второй кругосветной экспедиции О. Е. Коцебу (1823—1826 гг.) на шлюпе «Предприятие», что достоверно установить невозможно из-за отсутствия дат и других указаний на этикетках. В статье, опубликованной Эшшольцем (Eschscholtz, 1826) после его возвращения из второго кругосветного плавания Коцебу, в которой им описаны 12 новых для науки калифорнийских видов растений, а также приведены уже известные виды, собранные им, очевидно, близ Президио Сан-Франциско (Eastwood, 1944; Howell et al., 1958; Thomas, 1961), таксоны сем. *Cucurbitaceae* не указаны.

Приведенный далее перечень местонахождений и предполагаемых дат сбора растений сем. *Cucurbitaceae* в кругосветном плавании 1815—1818 гг. с указанием таксонов, собранных Шамиссо (Ш) и Эшшольцем (Э), составлен нами на основе ботанических коллекций, хранящихся в LE, а также опубликованного дневника путешествия Шамиссо (Chamisso, 1836; Шамиссо, 1986), его «Наблюдений и замечаний естествоиспытателя экспедиции» (Chamisso, 1821, 1836; Шамиссо, 1823) и предисловия к серии статей под общим названием «De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis...» (Chamisso, 1826, 1983), а также других материалов кругосветного путешествия (Safford, 1905; Mahr, 1932; Schmid, 1942; Eastwood, 1944; Howell, 1949; Thomas, 1961; Stone, 1970; Лукина, 1975; Chamisso, 1983; Имханицкая, 1996а, б; McKelvey, 1998). Современные названия географических пунктов даны в квадратных скобках. Даты стоянок «Рюрика» указаны по новому стилю.

Местонахождения и предполагаемые даты сбора

1. Гавань Сан-Франциско (Св. Франциска) (San Francisco), Президио (Presidio) [п-ов Сан-Франциско, г. Сан-Франциско], Новая Калифорния [Калифорния, штат США] (2 X—1 XI 1816). — *Marah fabaceus* var. *fabaceus* (Ш, Э).

2. О-в Ваху (O-Wahu) [Оаху], гавань Хана-руру (Hana-ruru) [Гонолулу], Сандвичевы [Гавайские] о-ва, Полинезия (28 XI—14 XII 1816) (первая стоянка «Рюрика» на этом острове). — *Lagenaria siceraria* (Ш).

3. О-в Гуахан (Гуахам) (Guahan, Guajan, Guahm) [Гуам], гавань Кальдера-де-Апра [Порт Апра], Агадна [Аганья, Agaña], Марианские о-ва, Микронезия (24—29 XI 1817). — *Momordica charantia* (Ш, Э).

4. О-в Лусон, Манила (Manilla) [Manila], порт Кавите (Cavite), д. Тьерра-Альта (Tierra alta), Филиппинские о-ва (17 XII 1817—29 I 1818). — *Momordica charantia* (Ш, Э), *Luffa cylindrica* (Э).

5. Мыс Доброй Надежды (Caput Bonae Spei, Promontorium Bonae Spei), бухта Столовая, Капштадт [Кейптаун], Южная Африка (Капская пров., ЮАР) (31 III—8 IV 1818). — *Zehneria scabra* subsp. *scabra* (Ш).

В коллекции Шамиссо, хранящейся в LE, помимо его сборов в кругосветном плавании (1815—1818 гг.) имеются также другие гербарные материалы сем. *Cucurbitaceae* с пометками Шамиссо на этикетках «Hb. Cham.», «Hb. Chamiss.», «Hb. Chamis.», «Hb. Chamisso» и надписями «Coppet», «Hort. Necker Genevae», «Cun.: hort.», «Cun.: spont.», «Hort. Berol.», реже без указания места сбора. Они представлены 11 образцами, принадлежащими к 10 видам родов *Bryonia*, *Citrullus*, *Cucumis*, *Diplocyclos*, *Ecballium*, *Kedrostis*, *Momordica* и *Sicyos*. Все гербарные экземпляры, кроме одного образца L. Mund, собраны лично Шамиссо в 1811—1812 гг. в его первых

ботанических экскурсиях в Швейцарии, в окрестностях городка Коппе (Coppet) на берегу Женевского озера и в Женеве; в 1813—1814 гг. в Германии (земля Бранденбург) в деревне Кунерсдорф (Cunersdorf) близ Врицена на Одере [Kunersdorf bei Wrietzen (Oderbruch), между городами Врицен и Зелов], а также в Берлинском ботаническом саду (Schöneberg bei Berlin), куда он в 1819 г. после возвращения из кругосветного путешествия был принят на работу хранителем коллекции травянистых растений и одновременно помощником хранителя коллекций ботанического сада; в его обязанности входил сбор гербария, плодов и семян всех культивируемых в саду растений (Urban, 1881; Hiepko, 1987).

Во время своего пребывания в Кунерсдорфе в родовом имении графа P. A. Itzenplitz в качестве домашнего учителя французского языка и ботаники Шамиссо изучал флору окрестных лугов и лесов и вместе со старшим садовником F. Walter усердно собирал гербарий. Созданная им в Кунерсдорфе обширная гербарная коллекция кроме дикорастущих видов Кунерсдорфа и его окрестностей включала в себя также все растения, культивируемые в парке, оранжереях и садах имения. Указанный гербарий Шамиссо еще находился в Кунерсдорфе спустя более чем 25 лет после его смерти, согласно сообщению T. Fontane (1868 : 465), посетившего замок Кунерсдорф во время путешествия по земле Бранденбург. Дальнейшая судьба кунерсдорфского гербария Шамиссо нам неизвестна; скорее всего, он утрачен во время второй мировой войны. Гербарные же образцы Шамиссо с пометкой «Cun.», хранящиеся в LE, являются дубликатами этого гербария; их Шамиссо увез из Кунерсдорфа в Берлин. Гербарные сборы Шамиссо в Кунерсдорфе довольно многочисленны. Их немало, например, среди его гербарных материалов сем. *Rubiaceae* в LE, изучением которых мы занимаемся.

Шамиссо работал вместе с Вальтером также над каталогом растений, произрастающих в Кунерсдорфе и за его пределами — в области Одербрух (Fontane, 1868; Schmid, 1942; Chamisso, Timler, 1982; Chamisso, 1983), 3-е издание которого в то время готовилось к печати. Этот каталог (Walter, 1815) содержал перечень около 700 видов дикорастущих и 1100 видов культивируемых деревьев, кустарников и трав. Как приложение к нему была опубликована первая ботаническая работа Шамиссо (Chamisso, 1815) «Adnotationes...», его примечания к «Flora Berolinensis» C. S. Kunth (1813); в ней Шамиссо привел виды растений, не учтенные Kunth, а также для ряда таксонов указал новые местонахождения, в том числе Кунерсдорф.

Гербарные этикетки Шамиссо в LE с надписью «Cun.: hort.», как правило с датой «24/7 13» (иногда только с этой датой, без указания места сбора), относятся к гербарным образцам культивируемых в Кунерсдорфе видов *Citrullus*, *Cucumis* и *Sicyos*, а с пометкой «Cun.: spont.» — к дикорастущему *Bryonia alba*. В LE оказались образцы 5(!) из 6 видов сем. *Cucurbitaceae*, указанных Вальтером в каталоге и собранных Шамиссо; отсутствует лишь экземпляр «*Cucurbita Pepo* L.» культивируемого в Кунерсдорфе растения, который, вероятно, был также в его гербарии.

Гербарные этикетки с надписью «Hort[us] Berol[inensis]» сопровождают 2 гербарных экземпляра *Cucurbitaceae* из «Hb. Cham.»; один из них (*Bryonia dioica*) собран Шамиссо, другой — Mund. Гербарные образцы *Kedrostis africana* и *Momordica balsamina* из «Hb. Cham.», на этикетках которых место сбора растений не обозначено, скорее всего, также происходят из коллекции культивируемых растений Берлинского ботанического сада.

Далее приведен аннотированный перечень таксонов сем. *Cucurbitaceae* в коллекциях Шамиссо и Эшшольца, хранящихся в LE. Роды и виды расположены в алфавитном порядке. Для каждого рода указаны триба и подтриба (если таковая установлена) в соответствии с предложенной C. Jeffrey (1990) классификацией сем. *Cucurbitaceae*.

Для таксонов приведены номенклатурная цитата, основные синонимы, исследованные экземпляры с подлинным текстом гербарных этикеток в LE, а также комментарии по поводу мест и дат сбора гербарных образов, номенклатуры или таксономии, географического распространения видов и т. д. Дополнения, необходимые для понимания текста этикеток, заключены в квадратные скобки.

Fam. *Cucurbitaceae* Juss.

Subfam. *Cucurbitoideae* Endl.

1. *Bryonia* L.
(trib. *Benincaseae* Ser. subtrib. *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey)

1. *B. alba* L. 1753, Sp. Pl. : 1012; Kunth, 1813, Fl. Berol . : 263; F. Walt. 1815, Verz. Friedländ. Gütern cultiv. Gewächse : 9.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Cun[ersdorf], ♂ fl., fr., spont[anea], [Chamisso]. Monoica, baccae nigrae. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Bryonia alba* Kunth fl. ber.).

Дикорастущее в Кунерсдорфе растение было собрано Шамиссо, очевидно, летом 1813 г. В каталоге Вальтера (Walter, 1815 : 9) *B. alba* приведен в перечне как дикорастущих, так и культивируемых в Кунерсдорфе видов. Однако нами в LE не был обнаружен гербарный экземпляр *B. alba* Шамиссо с пометкой «hort.». Возможно, такого экземпляра в действительности не существовало, поскольку слово «hort.», первоначально написанное рукой Шамиссо на этикетке указанного выше образца, было им же перечеркнуто и заменено на «spont.». Этот образец не был процитирован Jeffrey (1969) в перечне изученных им гербарных экземпляров *B. alba*.

2. *B. dioica* Jacq. 1774, Fl. Austr. 2 : 59, tab. 199; Willd. 1809, Enum. Pl. Hort. Berol. 2 : 1000; C. Jeffrey, 1969, Kew Bull. 23, 3 : 444. — *B. alba* L. 1753, Sp. Pl. : 1012, p.p., excl. typo. — *B. nitida* Link, 1822, Enum. Pl. Hort. Berol. Alt. 2 : 404. — *B. cretica* L. subsp. *dioica* (Jacq.) Tutin, 1968, Feddes Repert. 79, 1-2 : 61; id. 1968, Fl. Europ. 2 : 297.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Coppet, specim. cum ♂ fl., specim. cum ♀ fl., [Chamisso]. Hb. Chamiss[o] (sub nom. *Bryonia dioica* Willd. et *B. alba* L. (Dioique), «Bryoine blanche Lm.») (*B. dioica* Jacq. fide C. Jeffrey, Sept. 1966 in sched.); Hort[us] Berol[inensis], specim. cum ♂ fl., specim. cum fr., [Chamisso]. Hb. Chamisso (sub nom. *Bryonia nitida*) (*B. dioica* Jacq. (culta) fide C. Jeffrey in sched.).

Фрагменты цветущих мужского и женского растений *B. dioica* Jacq., собранные Шамиссо в 1811—1812 гг. в окрестностях г. Коппе (Швейцария) и смонтированные в LE на одном и том же гербарном листе, сопровождаются рукописной этикеткой Шамиссо с двумя названиями — «*Bryonia dioica* Willd. Monoecia Syngenesia» и «*Bryonia alba* L. (Dioique). Bryoine [Bryone] blanche Lm. *Bryonia alba*, baccis rubris T.». Приведенные к этим названиям примечания Шамиссо не оставляют никакого сомнения в том, что речь идет об одном и том же виде *B. dioica* Jacq. — двудомном растении с красными ягодами, а не о двух видах: *B. dioica* и собственно *B. alba* L. (1753, Sp. Pl. : 1012, s. str., quoad typum. Jeffrey, 1969 : 454—455) — однодомном растении с черными плодами.

Культивируемое в Берлинском ботаническом саду растение *B. dioica* Jacq. (Willdenow, 1809 : 1000, *B. dioica* Willd.), впоследствии описанное H. F. Link (1822 : 404) как *B. nitida*, было собрано Шамиссо в период его работы в Берлине в Ботаническом саду после возвращения из кругосветного плавания. Эти образцы не были приведены Jeffrey (1969) в перечне изученных им гербарных образцов *B. dioica*.

2. *Citrullus* Schrad., nom. cons.
(trib. *Benincaseae* Ser. subtrib. *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey)

C. lanatus (Thunb.) Matsum. et Nakai, 1916, Cat. Sem. Spor. Hort. Bot. Univ. Imp. Tokyo : 30. — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf. 1959, Kulturpfl. 2 : 421, comb. superfl. — *Cucurbita citrullus* L. 1753, Sp. Pl. : 1010; F. Walt. 1815, Verz. Friedländ. Gütern cultiv. Gewächse : 17.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). [Cunersdorf, hortensis], 24 VII [18] 13, ♂ fl., ♀ fl., [Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Cucurbita Citrullus*).

Культивируемое в Кунерсдорфе растение (Walter, 1815 : 17).

3. *Cucumis* L.
(trib. *Melothrieae* Endl. subtrib. *Cucumerinae* Pax)

1. *C. melo* L. 1753, Sp. Pl. : 1011; F. Walt. 1815, Verz. Friedländ. Gütern cultiv. Gewächse : 17.

C. melo L. subsp. *melo*: Greb. 1959, in Mansf., Kulturpfl. 2 : 425; C. Jeffrey, 1980, Cucurb. East. Asia[1] : 20.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Cun[ersdorf], hort[ensis], 24 VII [18] 13, ♂ fl., [Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Cucumis Melo*).

Культивируемое в Кунерсдорфе растение (Walter, 1815 : 17).

2. *C. sativus* L. 1753, Sp. Pl. : 1012, F. Walt. 1815, Verz. Friedländ. Gütern cultiv. Gewächse : 17.

C. sativus L. var. *sativus*: C. Jeffrey, 1980, Cucurb. East. Asia : 22.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Cun[ersdorf], hort[ensis], 24 VII [18] 13, ♂ fl., [Chamisso]. Hb. Chamis[so] (sub nom. *Cucumis sativus*).

Культивируемое в Кунерсдорфе растение (Walter, 1815 : 17).

4. *Diplocyclos* (Endl.) T. Post et Kuntze (1903) corr. C. Jeffrey (1962)
(trib. *Benincaseae* Ser. subtrib. *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey)

D. palmatus (L.) C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 15, 3 : 352; id. 1967, in Milne-Redh. et Polhill, Fl. Trop. East Afr. : 73. — *Bryonia palmata* L. 1753, Sp. Pl. : 1012, s. str., excl. syn. — *B. laciniosa* L. 1753, Sp. Pl. : 1013, p.p., quoad syn., excl. typo. — *Bryoniopsis laciniosa* (L.) Naudin, 1859, Ann. Sci Nat. (Paris), sér. 4, 12 : 141, p. max. p., excl. typo.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Hort[us] Berol[inensis], ♂ fl., ♀ fl., fr. immat., Mund. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Brionia laciniata*).

D. palmatus описан с о-ва Цейлон [Шри-Ланка] и распространен в восточной и центральной тропической Африке (отсутствует в Южной Африке), тропической Азии, Малезии, включая Филиппинские о-ва, а также в тропической Австралазии (Jeffrey, 1967 : 73).

Это растение, культивируемое в Берлинском ботаническом саду под названием *Bryonia laciniosa* L. (Link, 1822 : 404, «Hab. in Zeylona»), неточно указанное Шамиссо на гербарной этикетке как «*Brionia laciniata*», было собрано другом Шамиссо, берлинским ботаником Мундом (J. L. L. Mund (Mundt), 1791—1831), очевидно, до 1816 г., когда он был направлен в качестве натуралиста и коллектора растений в г. Капштадт [Кейптаун] (Gunn, Codd, 1981 : 257). Именно у него останавливался Шамиссо во время стоянки брига «Рюрик» в Капштадте (с 31 марта по 8 апреля 1818 г.). Вместе с Мундом и местным фармацевтом Л. Кребсом (G. L. E. Krebs, 1792—1874; в Капштадте с 1817 г.) (Gunn, Codd, 1981 : 212—214) он совершил несколько ботанических экскурсий на Столовую гору и в окрестности Капштадта. В «Путешествии вокруг света» Шамиссо (1986 : 238) писал: «Вместе с Мундтом мы нашли на Столовой горе много до сих пор не встречавшихся растений».

5. *Ecballium* A. Rich., nom. cons.
(trib. *Benincaseae* Ser. subtrib. *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey)

E. elaterium (L.) A. Rich. 1824, in Bory, Dict. Class. Hist. Nat. 6 : 19. — *Momordica elaterium* L. 1753, Sp. Pl. : 1010; Willd. 1805, Sp. Pl. 4, 1 : 605; id. 1809, Enum. Pl. Hort. Berol. 2 : 998.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Hort[us] Necker Genevae, ♂ fl., ♀ fl., [Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. Momordique elaterie, *Momordica elaterium*).

---

[1] Здесь и далее приведены с разрешения автора ссылки на хранящийся в Библиотеке БИН РАН экземпляр неизданной рукописи: C. Jeffrey «The *Cucurbitaceae* of Eastern Asia. A report on studies made during, and in connexion with, a visit to China, Hong Kong and Japan in 1980. December 1980. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, England». 60 p.

Шамиссо собрал это растение в 1811—1812 гг. в период своего пребывания в Швейцарии (г. Коппе) в саду своих друзей — женевских ботаников J. Necker (1757—1825) и его жены A. Necker de Saussure (1766—1841). Они, а также A. Staël (1790—1827) были спутниками Шамиссо в его первых ботанических экскурсиях в близлежащие горы Юры и в Савойские Альпы.

E. elaterium, единственный вид монотипного рода *Ecballium*, встречается по всей Средиземноморской области от Азорских о-вов до Малой Азии, на юге Восточной Европы, в Крыму и на Кавказе, а также в странах Юго-Западной Азии (сев.-зап. Турция, Сирия, Ливан, Палестина, сев.-зап. Ирак). В Швейцарии это растение известно только в культуре.

6. *Kedrostis* Medik.
(trib. *Melothrieae* Endl. subtrib. *Dendrosicyoinae* C. Jeffrey)

K. africana (L.) Cogn. 1881, in A. et C. DC. Monogr. Phan. 3 : 643; A. Meeuse, 1962, Bothalia, 8, 1 : 32. — *Bryonia africana* L. 1753, Sp. Pl. : 1013, non Thunb. 1794. — *B. dissecta* Thunb. 1794, Prodr. Pl. Cap. 1 : 13; Willd. 1809, Enum. Pl. Hort. Berol. 2 : 1000; Link, 1822, Enum. Pl. Hort. Berol. Alt. 2 : 404.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Sine loco [Hortus Berolinensis?], ♂ alab., ♀ fl., [Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Bryonia orientalis*) (*Kedrostis africana* (L.) Cogn. fide C. Jeffrey, Sept. 1966 in sched.).

K. africana встречается в Юго-Западной (Намибия) и Южной (ЮАР — провинции Капская, Оранжевая, Наталь, Трансвааль) Африке (Meeuse, 1962 : 30).

На маленькой этикетке Шамиссо место сбора растения и коллектор не указаны. Написанное карандашом название «*Bryonia orientalis*» отсутствует в «Index Kewensis» и монографии *Cucurbitaceae* (Cogniaux, 1881), оно не приведено среди синонимов *Bryonia* (Jeffrey, 1969) и *Kedrostis* Южной Африки (Meeuse, 1962). Возможно, это новое название Шамиссо для таксона, намеченного им к описанию. Указанный образец мог быть собран Шамиссо на мысе Доброй Надежды в одной из ботанических экскурсий вместе с Mund (Mundt) и Krebs (см.: Gunn, Codd, 1981) на Столовую гору во время стоянки брига «Рюрик» в бухте Столовой г. Капштадта [Кейптаун] в период с 31 марта по 8 апреля 1818 г. (во время кругосветного плавания 1815—1818 гг.). Однако этикетки, сопровождающие образцы Шамиссо, собранные им в кругосветном плавании, и в частности в Южной Африке («Cap. b. spei») (см., например, *Zehneria*), выглядят иначе.

Вполне возможно также, что это растение было выращено в ботаническом саду в Берлине из семян, собранных Шамиссо (или Мундом?) на мысе Доброй Надежды и привезенных им в Берлин вместе с семенами многих других видов растений (см.: Link, 1821 : VII, предисловие).

Не исключено, наконец, что указанный выше гербарный экземпляр мог быть собран Шамиссо с уже культивируемого в Берлине в ботаническом саду растения *Bryonia dissecta* Thunb. [= *Kedrostis africana* (L.) Cogn.], происходящего из Южной Африки (Willdenow, 1809 : 1000; «Habitat ad Cap. b. spei»). Однако название *B. dissecta* не приведено Шамиссо на его гербарной этикетке.

7. *Lagenaria* Ser.
(trib. *Benincaseae* Ser. subtrib. *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey)

L. siceraria (Molina) Standl. 1930, Publ. Field Mus. (Bot.), 3, 3 : 435; C. Jeffrey, 1980, Kew Bull. 34, 4 : 790. — *Cucurbita leucantha* Duchesne ex Lam. 1786, Encycl. Méth. Bot. 2, 1 : 150, nom. superfl. — *L. leucantha* (Duchesne ex Lam.) Rusby, 1896, Mem. Torrey Bot. Club, 6 : 43, nom. superfl.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). O Wahu, [18] 16, ♂ fl., [Chamisso]. Hb. Chamiss[o] (sine nom.) (Имеется также этикетка: O-Wahu, Chamisso in itin. Herb. Acad. Petrop. (sine nom.)) (*Lagenaria leucantha* (Duchesne) Rusby fide O. Degener, 1935 in sched.)

Это растение собрано Шамиссо на о-ве Ваху (Оаху, O-Wahu) (Сандвичевы [Гавайские] о-ва) во время стоянки брига «Рюрик» в гавани Хана-руру [Гонолулу] в период с 28 ноября по 14 декабря 1816 г.

L. siceraria, древнейшее культурное растение, вероятно, африканского происхождения, в диком состоянии в настоящее время, по-видимому, неизвестно. Этот вид широко культивируется ради плодов в тропических областях Старого и Нового Света, а также на Гавайских о-вах и почти везде натурализовался.

8. *Luffa* Mill.
(trib. *Benincaseae* Ser. subtrib. *Luffinae* C. Jeffrey)

L. cylindrica (L.) M. Roem. 1846, Syn. Monogr. 2 : 63; Cogn. 1881, in A. et C. DC., Monogr. Phan. 3 : 456; C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 13, 3 : 355. — *Momordica cylindrica* L. 1753, Sp. Pl. : 1009; Willd. 1805, Sp. Pl. 4, 1 : 603; Merr. 1912, Fl. Manila : 459, id. 1923, Enum. Philipp. Flow. Pl. 3 : 582. — *M. luffa* L. 1753, l. c. : 1009 («*Luffa*»); Willd. 1805, l. c. : 603 («*Luffa*»); id. 1809, Enum. Pl. Hort. Berol. 2 : 998.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Manilla, ♂ alab., ♀ fl. (fragm.), Eschscholtz (sine nom.).

На гербарном листе в LE смонтировано несколько фрагментов растений, принадлежащих к *Momordica charantia* (см. ниже) и *Luffa cylindrica*. Они сопровождаются двумя этикетками — оригинальной Эшшольца («Manilla») без названия и полевой этикеткой («*Luffa* W. [*Momordica Luffa* Willd.] ♂ ♀ Manilla», без указания коллектора), как оказалось, не принадлежащей Эшшольцу. По-видимому, позднее, при инсерации на этикетке Эшшольца было приписано карандашом «*Momordica*» и той же неизвестной нам рукой перечеркнуто название растения на полевой этикетке. Побеги с цветоножками, мужским и женским цветком *M. charantia*, без сомнения, принадлежат к коллекции Эшшольца. Что же касается *Luffa cylindrica*, то к сборам Эшшольца может быть отнесен, и то под большим сомнением, всего лишь один из трех имеющихся на гербарном листе фрагментов, а именно олиственный побег с бутонами мужских цветков и базальной частью женского цветка. Остальные (отцветшее мужское соцветие с цветоножками и брактеолями и в конвертике мужской цветок), а также полевая этикетка, как удалось нам достоверно установить при просмотре в LE гербария сем. *Cucurbitaceae*, в действительности принадлежат гербарному экземпляру *L. cylindrica*, собранному в Маниле И. Стюартом [Stewardt, Stewart], участником кругосветного плавания (1825—1827 гг.) на «Кротком» под командованием Ф. П. Врангеля, что, очевидно, является результатом путаницы при монтировке растений, собранных в одном и том же пункте, но разными коллекторами и свободно лежащих в LE вместе с этикетками на полулисте бумаги в «рубашке». Подлинность полевой этикетки «*Luffa*» Стюарта установлена нами при сравнении ее с оригинальной полевой этикеткой на экземпляре *Momordica charantia*, собранном Стюартом также в Маниле и хранящемся в LE.

Растения *Luffa cylindrica* и *Momordica charantia* собраны Эшшольцем на берегу Манильского залива в окрестностях Манилы или Кавите, скорее всего, в первом кругосветном путешествии (1815—1818 гг.) во время стоянки брига «Рюрик» в гавани Кавите в период с 17 декабря 1817 г. по 29 января 1818 г. или же при повторном посещении им Манилы во втором кругосветном путешествии Коцебу в период с 20 ноября 1825 г. по 22 января 1826 г.

9. *Marah* Kellogg
(trib. *Sicyoeae* Schrad. subtrib. *Cyclantherinae* (Schrad.) C. Jeffrey)

M. fabaceus (Naudin) Greene, 1910, Leafl. Bot. Obs. 2 : 36; Dunn, 1913, Kew Bull. 1913 [4] : 152; J. T. Howell, 1949, Marin Fl. : 257, cum auct. Dunn; J. T. Howell, P. H. Raven and P. Rubtzov, 1958, Wasmann Journ. Biol. 16, 1 : 132, cum auct. Dunn. — *Echinocystis fabacea* Naudin, 1859, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 4, 12 : 154, tab. 9; Cogn. 1881, in A. et C. DC., Monogr. Phan. 3 : 816. — *Megarrhiza californica* Torr. 1858, in

Pacif. Railr. Rep. 6 : 74, nomen; id. 1876, in S. Watson, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 11 : 138; id. 1876, in S. Watson, Bot. Calif. 1 : 241, p.p., excl. specim. Bigelow. — *Micrampelis fabacea* (Naudin) Greene, 1890, Pittonia, 2 : 129.

M. fabaceus (Naudin) Greene var. *fabaceus*: Stocking, 1955, Madroño, 13, 4 : 128, fig. 5 (map).

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Californien, ♂ alab. et fl., fr., [Chamisso]. Hb. Chamiss[o] (an ex Ins. Sandwich?) (sine nom.) (имеется также этикетка: St. Francisco Californiae Chamisso in itin. Herb. Acad. Petrop. (sine nom.)); In California pr. St. Francisco, ♂ alab. et fl., ♀ fl., legit Eschscholtz (sine nom.).

Гербарные образцы этого вида собраны Шамиссо и Эшшольцем в октябре 1816 г. на песчаных холмах или дюнах близ Президио во время стоянки брига «Рюрик» в гавани Сан-Франциско и, как указано выше, являются самыми ранними из всех известных ботаникам гербарных экземпляров этого вида и рода *Marah*, эндемичного для западной Северной Америки. Хотя на полевой этикетке, сопровождающей образец Шамиссо, недавно обнаруженный нами в еще неразобранном и не определенном до семейства «академическом» гербарии с пометкой «Hb. Chamisso», кроме надписи «Californien» имеется также более поздняя по времени приписка Шамиссо «не с Сандвичевых [Гавайских] ли островов?», нет никакого сомнения в том, что этот неопределенный им образец действительно происходит из Калифорнии и собран им в Сан-Франциско.

Это растение, как и прежде, произрастает на п-ове Сан-Франциско (теперь это г. Сан-Франциско) на дюнах и склонах холмов, поросших травой или низким кустарником (Howell et al., 1958). В LE хранится образец, собранный Lewis S. Rose на песчаных холмах Президио Сан-Франциско («San Francisco, Presidio, sandy hills, 30 IV 1935, N 35129, Lewis S. Rose (sub nom. *Echinocystis fabacea* Naudin)»); он не был процитирован авторами «Флоры Сан-Франциско». Возможно, именно на этих холмах более 180 лет назад впервые Шамиссо и Эшшольц собрали это растение.

M. fabaceus, широко распространенный и обычный в Центр. Калифорнии вид, представлен, согласно Stocking (1955b), двумя разновидностями. Одна из них (var. *fabaceus*), имеющая плоды с более длинными и более жесткими шипами и, как правило, с 4 латерально уплощенными зрелыми семенами, встречается близ тихоокеанского побережья (от Marin Co. до Monterey Co., главным образом в Coastal Transition Life Zone; Stocking, 1955b : 128, fig. 5, map), а другая (var. *agrestis* (Greene) Stocking, 1955b : 130, fig. 5, map) приурочена главным образом к внутренним, удаленным от побережья районам.

Виды *Marah* (их известно 7, 5 из них встречаются в Калифорнии) — многолетние травянистые растения с очень крупными, глубоко погруженными в почву клубнями и однолетними побегами, а также подземным прорастанием семян. Они отличаются от *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray (однолетние растения без клубней с надземным прорастанием) — единственного вида монотипного рода *Echinocystis* Torr. et A. Gray (Северная Америка), к которому Cogniaux (1881) отнес род *Marah*, трактуя последний в ранге секции (*Echinocystis* sect. *Marah* (Kellogg) Cogn.) наряду с 2 другими секциями — sect. *Echinocystis* («*Euechinocystis*») и sect. *Echinopepon* (Naudin) Cogn. В настоящее время *Marah*, *Echinocystis* и *Echinopepon* Naudin принимаются ботаниками как самостоятельные роды (Stocking, 1955 a, b).

10. *Momordica* L.
(trib. *Joliffieae* Schard. subtrib. *Thladianthinae* Pax)

1. *M. balsamina* L. 1753, Sp. Pl. : 1009; Willd. 1809, Enum. Pl. Hort. Berol. 2 : 997; Link, 1822, Enum. Pl. Hort. Berol. Alt. 2 : 403; Cogn. 1881, in A. et C. DC., Monogr. Phan. 3 : 439; A. Meeuse, 1962, Bothalia, 8, 1 : 49; C. Jeffrey, 1967, in Milne-Redh. et Polhill, Fl. Trop. East Afr. : 32; id. 1980, Kew Bull. 34, 4 : 790.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Sine loco [Hortus Berolinensis?], [veg.], [Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Momordica balsamina*).

На гербарном листе в LE смонтированы, судя по этикеткам, растения, принадлежащие к двум разным сборам, определенным как *M. balsamina*. Одна из этикеток (без пометки «Hb. Cham.») «*Momordica Balsamina* L. fl. pallide luteus, Jul. Aug. Septembre. Hab. in India ex Hort. Goetting. 1760», скорее всего, относится к достаточно полно собранному и занимающему весь гербарный лист образцу с цветками и плодами, который в действительности принадлежит *M. charantia* L. Образец из «Hb. Cham[isso]», очевидно, представлен лишь очень небольшим фрагментом верхушки стерильного побега *M. balsamina*, который вкраплен в общую массу смонтированных на этом листе побегов *M. charantia*, выделяясь из них ярко-зеленой окраской своих тонких 5-лопастных, менее сильно, чем у *M. charantia*, рассеченных листьев, с менее перетянутой в основании ромбовидной средней лопастью и с острыми зубцами или маленькими лопастями по краю. На этикетке Шамиссо с надписью карандашом «*Momordica balsamina*» место сбора растения не указано. Образец мог быть собран Шамиссо в Берлинском ботаническом саду с культивируемого растения *M. balsamina* (Willdenow, 1809 : 997; Link, 1822 : 403. «Habitat in India orientali»).

Этот вид широко распространен в более засушливых районах Южной и тропической Африки, в Аравии, тропической Азии и Австралии; в тропиках Нового Света он, вероятно, интродуцирован (Jeffrey, 1967 : 32).

2. *M. charantia* L. 1753, Sp. Pl. : 1009; Cogn. 1881, in A. et C. DC., Monogr. Phan. 3 : 436; Saff. 1905, Contr. US Nat. Herb. 9 : 326; Merr. 1912, Fl. Manila : 461; id. 1914, Philipp. Journ. Sci. (Bot.), 9, 1 : 152; id. 1923, Enum. Philipp. Flow. Pl. 3 : 581; B. C. Stone, 1970, Micronesica, 6 : 566; C. Jeffrey, 1980, Kew Bull. 34, 4 : 789.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Guahan, ♂ alab., ♀ fl., fr., N 215, Cham[isso]. Hb. Cham[isso]. H[erb.] G[ay] (sine nom.) (имеется также этикетка: Guahan, [Chamisso] (sine nom.)) ((*Momordica charantia* L. fide O. Degener, 1935 in sched.); Ex Ins. Guahan, veg., Eschscholtz (sine nom.) (*M. charantia* L. fide A. Cogniaux in sched.); Guahan, ♂ alab., Eschsch[oltz]. Herb. Fischer (sine nom.) (*M. charantia* L. fide A. Cogniaux in sched.); Manilla, ♂ alab. et fl., N 216, [Chamisso]. Hb. Cham[isso]. H[erb.] G[ay] (sine nom.)) (имеется также этикетка: Manila. Chamisso in itin. Herb. Acad. Petrop. (sine nom.) (*M. charantia* L. fide E. D. Merrill, VII 1936 in sched.); Manilla, ♂ fl., ♀ fl., Eschscholtz (sine nom.)) (cum specim. *Luffa cylindrica*).

Указанные Cogniaux (1881 : 437) в монографии тыквенных гербарные экземпляры *M. charantia* Шамиссо с о-ва Гуам («Chamisso n. 215», «in insul. Marianae») и Манилы («Chamisso n. 216», «ad Manille»), судя по номерам, принадлежащие Herb. J. Gay, были изучены Cogniaux, очевидно, в Кью (K); на гербарных образцах Шамиссо в LE с этикетками «H. G.» [Herb. J. Gay] (N 215 и N 216) определения Cogniaux отсутствуют. Herbarium J. Gay (8000 видов) поступил в Гербарий имп. С.-Петербургского ботанического сада, согласно В. И. Липскому (1908 : 69), в 1882, 1884 и 1888 гг., т. е. после выхода в свет монографии Cogniaux. Что же касается образцов *M. charantia*, собранных Эшшольцем на о-ве Гуам, с определениями Cogniaux, то они последним не были в монографию включены.

M. charantia на о-ве Гуам — обычное, широко распространенное растение (Safford, 1905; Stone, 1970). Оно было собрано Шамиссо и Эшшольцем, вероятно, 27 ноября 1817 г. в их единственной совместной ботанической экскурсии на этом острове во время краткой стоянки брига «Рюрик» в гавани Кальдера-де-Апра в период с 24 по 29 ноября 1817 г.

M. charantia также широко распространен на Филиппинских о-вах, в том числе на о-ве Лусон в районе Манилы, где он встречается повсюду в зарослях кустарников и на сорных местах (Merrill, 1912, 1923). Гербарные экземпляры с надписью на этикетках «Manilla» были собраны Шамиссо, а также, очевидно, Эшшольцем на берегу Манильского залива в окрестностях Манилы или Кавите во время стоянки брига «Рюрик» в гавани Кавите в период с 17 декабря 1817 г. по 29 января 1818 г. Однако Эшшольц мог собрать это растение при повторном посещении Манилы во

второй кругосветной экспедиции Коцебу на шлюпе «Предприятие» в период с 20 ноября 1825 г. по 22 января 1826 г.

11. *Sicyos* L.
(trib. *Sicyoeae* Schrad. subtrib. *Sicyoinae* C. Jeffrey)

S. angulatus L. 1753, Sp. Pl. : 1013 («angulata»), non Berg. 1767 («*angulata*»); F. Walt. 1815, Verz. Friedländ. Gütern cultiv. Gewächse : 51 («*angulata*»); H. Scholz, 1979, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., 2. Aufl., 6, 2A : 28, Fig. A 12.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Cun[ersdorf], hort[ensis], [24 VII 1813], ♂ alab. et fl., ♀ fl., fr. immat., [Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Sycios angulata*).

Культивируемое в Кунерсдорфе растение (Walter, 1815 : 51). Родина *S. angulatus* — Северная Америка. Это однолетнее растение иногда разводится как декоративное в садах и легко дичает; как сорное отмечено местами в Евразии.

12. *Zehneria* Endl.
(trib. *Melothrieae* Endl. subtrib. *Cucumerinae* Pax)

Z. scabra (L. f.) Sond. 1862, in Harv. et Sond., Fl. Cap. 2 : 486; Hook. f. 1871, in Oliv., Fl. Trop. Afr. 2 : 560; C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 15, 3 : 369, p.p. — *Bryonia scabra* L. f. 1781, Suppl. Pl. : 423.

Z. scabra (L. f.) Sond. subsp. *scabra*: C. Jeffrey, 1975, Kew Bull. 30, 3 : 483.

Исследованный экземпляр (specimen examinatum). Cap[ut] b[onae] sp[ei], ♂ alab. et fl., [Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Brionia*). Имеется также этикетка: Cap. bon. spei pr. urbem. Chamisso in itin. Herb. Acad. Petrop. (sine nom.).

Гербарный экземпляр цветущего мужского растения *Zehneria* собран Шамиссо на мысе Доброй Надежды в одной из ботанических экскурсий на Столовую гору, совместных с Мундом и Кребсом, во время стоянки брига «Рюрик» в бухте Столовой г. Капштадта [Кейптаун] в период с 31 марта по 8 апреля 1818 г. Этот образец не был известен ботаникам, в том числе A. Meeuse (1962), автору таксономической обработки сем. *Cucurbitaceae* Южной Африки, и Jeffrey (1975), установившему подвиды *Z. scabra* в результате ревизии полиморфного комплекса этого вида; он лишь недавно был обнаружен нами в LE среди еще необработанных ботанических материалов кругосветного путешествия 1815—1818 гг. с пометкой «Hb. Chamisso». Указанный выше экземпляр принадлежит к типовому крупносемянному подвиду *Z. scabra* (тропическая и Южная Африка, Иемен) и собран Шамиссо в locus classicus этого широко распространенного и очень вариабельного двудомного вида, описанного из Капской провинции по гербарному образцу C. P. Thunberg.

В заключение выражаю глубокую благодарность Ch. Jeffrey, монографу сем. *Cucurbitaceae*, за консультации при выполнении данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-49781 и № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Коллекции А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольца в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE) // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 1. С. 3—11.

Имханицкая Н. Н. Аннотированный список таксонов *Rubiaceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу и хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 1—3. Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 2. С. 1—14; 1996в. Т. 81. № 3. С. 18—27; 1996 г. Т. 81. № 4. С. 26—35.

Имханицкая Н. Н. Заметки о растениях семейства *Melastomataceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в русской кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) и хранящихся в

Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург) // Новости сист. высш. раст. СПб., 1998. Т. 31. С. 127—136.

Комиссаров Б. Н. Григорий Иванович Лангсдорф (1774—1852). Л., 1975. 123 с.

Липский В. И. Гербарий императорского С.-Петербургского ботанического сада (1823—1908). 2-е изд., испр. и доп. Юрьев, 1908. 238 с.

Лукина Т. А. Иоганн Фридрих Эшшольц (1793—1831). Л., 1975. 175 с.

Шамиссо А. Наблюдения и замечания естествоиспытателя экспедиции // О. Е. Коцебу. Путешествие в Южный океан и в Берингов пролив для отыскания северо-восточного морского прохода, предпринятое в 1815, 1816, 1817 и 1818 годах... на корабле «Рюрике» / Пер. с нем. И. Шульгина. СПб., 1823. Т. 3. С. 1—370.

Шамиссо А. Путешествие вокруг света / Пер. с нем. А. М. Моделя; Коммент. и послесл. Л. Р. Серебрянного. М., 1986. 280 с.

Chamisso A. Adnotationes quaedam ad floram berolinensem C. S. Kunthii. [Berlin], 1815. 13 p.

Chamisso A. Bemerkungen und Ansichten auf einer Entdeckungs-Reise, unternommen in den Jahren 1815—1818... von dem Naturforscher der Expedition // O. E. Kotzebue. Entdeckungs-Reise in die Süd-See und nach der Berings-Strasse zur Erforschung einer nordöstlichen Durchfahrt. Unternommen in den Jahren 1815, 1816, 1817 und 1818, auf Kosten Sr. Erlaucht des Herrn Reichs-Kanzlers Grafen Rumanzoff auf dem Schiffe «Rurick». Weimar, 1821. Bd 3. S. 1—179, 238—240.

Chamisso A. De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis rationem dicunt Ad. de Chamisso et D. de Schlechtendal: Praefatur // Linnaea. 1826. Bd 1. H. 1. P. 1—11.

Chamisso A. Reise um die Welt mit der Romanzoffischen Entdeckungs — Expedition in den Jahren 1815—1818 auf der Brigg «Rurik», Kapitain Otto v. Kotzebue. T. 1. Tagebuch. T. 2. Anhang. Bemerkungen und Ansichten // Adelbert von Chamisso's Werke. Leipzig, 1836. Bd 1. 436 S.; Bd 2. 396 S.

Chamisso Adelbert von. ...Und lassen gelten, was ich beobachtet habe. Naturwissenschaftliche Schriften mit Zeichnungen des Autors / Hrsg. von R. Schneebeli-Graf. Übers., Bearb., Anm. von F. Markgraf. Berlin, 1983. 324 S.

Chamisso D., Timler F. K. Chamissos Berliner Zeit. Vom Pagen zum Direktor des Botanischen Gartens: der Dichter Adelbert von Chamisso // Berliner Forum. 1982. Jg 15. N 4. S. 1—67.

Cogniaux A. Cucurbitacées // Candolle A. et C. de (Eds.). Monographiae Phanerogamarum. Parisii, 1881. Vol. 3. P. 325—951. Addenda. P. 953—954.

Eastwood A. The botanical collections of Chamisso and Eschscholtz in California // Leafl. West. Bot. 1944. Vol. 4. N 2. P. 17—21.

Eschscholtz J. F. Descriptiones plantarum Novae Californiae, adjectis florum exoticorum analysibus // Mém. Acad. Sci. Pétersb. 1826. T. 10. P. 281—[292].

Fontane T. Wanderungen durch die Mark Brandenburg. T. 2. Das Oderland. Barnim. Lebus. 2. Aufl. Berlin, 1868. 534 S.

Gunn M., Codd L. E. Botanical exploration of Southern Africa (Introductory volume to Flora of Southern Africa). Cape Town, 1981. 400 p.

Harvey A. G. Douglas of the Fir. A biography of David Douglas, botanist. Cambridge, 1947. 290 p.

Hiepko P. The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history // Englera. 1987. N 7. P. 219—252.

Howell J. T. A collection of Douglas' Western American plants — 1 // Leafl. West. Bot. 1937. Vol. 2. N 4. P. 59—62.

Howell J. T. Marin flora. Manual of the flowering plants and ferns of Marin County, California. Los Angeles, 1949. 323 p.

Howell J. T., Raven P. H., Rubtzoff P. A flora of San Francisco, California // Wasmann J. Biol. 1958. Vol. 16. N 1. P. 1—157.

Jeffrey C. Cucurbitaceae // Flora of Tropical East Africa / Ed. by E. Milne-Redhead, R. M. Polhill. London, 1967. P. 1—156.

Jeffrey C. A review of the genus *Bryonia* L. (*Cucurbitaceae*) // Kew Bull. 1969. Vol. 23. N 3. P. 441—461.

Jeffrey C. Further notes on *Cucurbitaceae*: III. Some southern African taxa // Kew Bull. 1975. Vol. 30. N 3. P. 475—493.

Jeffrey C. The *Cucurbitaceae* of Eastern Asia. 1980. 60 p. (Manuscript).

Jeffrey C. Appendix: An outline classification of the *Cucurbitaceae* // Biology and utilization of the *Cucurbitaceae* / Ed. by D. M. Bates, R. W. Robinson, C. Jeffrey. New York, 1990. P. 499—463.

Kunth C. S. Flora Berolinensis sive enumeratio vegetabilium circa Berolinum sponte crescentium... Berolini, 1813. 282 p.

Link H. F. Enumeratio plantarum horti regii botanici Berolinensis altera. Berolini, 1821. Pars 1. 458 p.; 1822. Pars 2. 478 c.
Mahr A. C. The visit of the «Rurik» to San Francisco in 1816. Stanford, 1932. 194 p. (Stanford University Publ. 1932. Univ. ser. History, Economics, and Practical Science. Vol. 2. N 2. P. [271]—[460]).
McKelvey S. D. Eschscholtz and von Chamisso spend a month at the Bay of San Francisco // Fremontia. 1998. Vol. 26. N 3. P. 20—25.
Meeuse A. D. J. The *Cucurbitaceae* of Southern Africa // Bothalia. 1962. Vol. 8. Pt 1. P. 1—111.
Merrill E. D. Flora of Manila. Manila, 1912. 490 p.
Merrill E. D. An enumeration of Philippine flowering plants. Manila, 1923. Vol. 3. 628 p.
Naudin Ch. Revue des Cucurbitacées cultivées au Muséum, en 1859 // Ann. Sci. Nat. (Paris). 1859. Sér. 4 (Bot.). T. 12. P. 79—164.
Safford W. E. The useful plants of the island of Guam // Contr. US Nat. Herb. 1905. Vol. 9. P. 1—416.
Schmid G. Chamisso als Naturforscher. Eine Bibliographie. Leipzig, 1942. 176 S.
Stocking K. M. Some considerations of the genera *Echinocystis* and *Echinopepon* in the United States and Northern Mexico // Madroño. 1955a. Vol. 13. N 3. P. 84—110.
Stocking K. M. Some taxonomic and ecological considerations of the genus *Marah* (*Cucurbitaceae*) // Madroño 1955b. Vol. 13. N 4. P. 113—137.
Stone B. C. The flora of Guam. A manual for the identification of the vascular plants of the island // Micronesica. 1970. Vol. 6. P. 1—659.
Thomas J. H. The history of botanical collecting in the Santa Cruz Mountains of Central California // Contrib. Dudley Herb. 1961. Vol. 5. N 6. P. 147—168.
Thomas J. H. Botanical explorations in Washington, Oregon, California and adjacent regions // Huntia. 1979 [1969]. Vol. 3. N 1. P. 5—66.
Urban J. Geschichte des Königl. Botanischen Gartens und des Königl. Herbariums zu Berlin nebst einer Darstellung des augenblicklichen Zustandes dieser Institute // Jahrb. Bot. Gart. Berlin. 1881. Bd 1. S. 1—164.
Walter F. Verzeichniss der auf den Friedländschen Gütern cultivirten Gewächse. Nebst einem Beitrage zur Flora der Mittelmark. 3. Aufl. [Berlin], 1815. 60 S.
Willdenow C. L. Enumeration plantarum horti regii botanici Berolinensis, continens descriptiones omnium vegetabilium in horto dicto cultorum. Berolini, 1809. Pars 2. 1099 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 V 1999

SUMMARY

The results of revision of herbarium materials on *Cucurbitaceae* kept in LE (including the so called academic herbarium) (22 sheets), collected by A. Chamisso and J. F. Eschscholtz during the Russian voyage of exploration around the world in 1815—1818 on the brig «Rurick» under the command of Captain O. E. Kotzebue as well as by Chamisso in Switzerland and Germany, are presented. The annotated list of 15 species, subspecies and varieties from 12 genera of subfamily *Cucurbitoideae* (including *Marah* et *Zehneria*) with citations of synonyms, herbarium specimens examined and information on the localities and dates of plant collecting is given. The herbarium specimens of *Marah fabaceus* collected by Chamisso and Eschscholtz near the Presidio of San Francisco (California, October 1816) and not identified until now are the first known collection of this species and genus *Marah*.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК (561.623 + 561.732) (47 + 51)

© И. А. Ильинская

ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ВИДОВ ПОДРОДА *TACAMAHACA* РОДА *POPULUS* (*SALICACEAE*) И НОВЫЕ МЕЛОВЫЕ ПЛАТАНЫ (*PLATANACEAE*)

I. A. ILJINSKAYA. A REVIEW OF THE SPECIES OF *POPULUS* (*SALICACEAE*) SUBGENUS *TACAMAHACA*, AND NEW *PLATANUS* (*PLATANACEAE*) FROM THE CRETACEOUS

В результате изучения гербария современных видов *Populus* установлены диагностические морфологические признаки для определения рода *Populus*, его подродов, секций и рядов по листьям. При повторном исследовании отнесенных к *Populus* ископаемых остатков с территории бывшего СССР выявлено, что весь материал из мела и подавляющая его часть из дания не принадлежат роду *Populus*. Обработка ископаемых видов осуществлена коллективом палеоботаников, причем для каждого вида сделаны фотографии, на которых видны все использованные диагностические признаки. Для подрода *Tacamahaca* выявлено 25 ископаемых видов, бóльшая часть которых принадлежит секции *Leucoides* и ряду *Laurifoliae* секции *Tacamahaca*: наиболее древняя находка последнего приурочена к позднему данию, а первой — к позднему палеоцену. Прослеженная геологическая история рода *Populus* не подтверждает его арктотретичного происхождения. Даны описания и изображения *Platanus hyrcanica* comb. nov. и *P. daralagensis* comb. nov., исключенных из рода *Populus*, их абсолютный возраст превышает 90 млн лет.

Ключевые слова: *Salicaceae*, *Populus*, *Platanus*, ископаемые виды, мел, даний, палеоген, неоген.

В основу работы над ископаемым материалом было положено детальное изучение морфологии листьев современных видов рода *Populus* L. по гербарным материалам, хранящимся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Целью этого изучения являлось выявление диагностических морфологических признаков листьев для рода *Populus*, его подродов, секций и видов, принимаемых в объеме, предложенном Р. В. Камелиным (1973). При делении секции *Tacamahaca* на ряды мы опирались на обработки рода *Populus*, сделанные В. Л. Комаровым (1936) и С. Я. Соколовым с участием Н. В. Шипчинского и А. В. Ярмоленко (1951). Ископаемый материал был подвергнут повторному исследованию по образцам, хранящимся в БИН РАН, Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном (ЦНИГР) музее (С.-Петербург); Государственном геологическом музее им. Вернадского, Геологическом институте РАН (Москва), Тихоокеанском океанологическом институте ДВНЦ РАН (Владивосток), Институте ботаники НАН Армении (Ереван).

Обработка ископаемых видов *Populus* была выполнена А. Г. Аблаевым, М. А. Ахметьевым, Л. Ю. Буданцевым, С. В. Викулиным, И. Г. Габриеляном, Л. Б. Головневой, С. Г. Жилиным, И. А. Ильинской, О. Д. Лавренко и А. И. Челебаевой.

Непременным условием обработки было получение таких фотографий ископаемого и сравнительного гербарного материала, на которых были бы видны все используемые диагностические признаки.

Для диагностики рода *Populus* его подродов, секций и видов по морфологии листа наиболее важными оказались признаки, ранее совсем не привлекавшиеся (или мало привлекавшиеся) к определению ископаемых остатков листьев. В то же время традиционно широко используемая форма листа оказалась конвергирующей у видов разных подродов *Populus* и видов некоторых родов других семейств. Для родовой диагностики листьев *Populus* решающее значение имеют следующие признаки: 1) главная жилка в 2 раза и более превышает по толщине базальные жилки;

2) главная жилка значительно уменьшается в толщину, начиная с середины или с верхней трети.

Значительная часть находок остатков листьев *Populus* из мела и подавляющая их масса из датских отложений уже исключена из рода *Populus* ранее. Эти переопределения перечислены в 1-м томе издания «Ископаемые цветковые растения СССР» (1974). Проведенная ревизия добавила к ним еще *P. minuta* Krysht.; *P. hyperborea* auct. non Heer (Криштофович, 1937), *P. stygia* auct. non Heer (Криштофович, Байковская, 1960), *Populus* sp. из мела Сахалина (Криштофович, Байковская, 1960), *P. tiungensis* Budants., *P. taldysaica* Schilin, *P. hyrcanica* Palib. и *P. daralagensis* Palib. Последние 2 вида оказались принадлежащими к роду *Platanus*. Поскольку их изображения и описания в протологе не содержат данных, необходимых для определения их родовой принадлежности, новые изображения и описания этих видов даны в конце статьи.

Подрод *Tacamahaca* (Spach.) R. Kam. самый крупный, на него приходятся 28 видов, тогда как на остальные 4 подрода — 33 вида (Камелин, 1973). Для листьев этого подрода характерна яйцевидная или эллиптическая, реже ланцетная или линейная пластинка с мелкозубчатым краем; зубцы железистые с длинной, обычно выпуклой, реже прямой или вогнуто-выпуклой базальной стороной и с короткой прямой или совсем редуцированной апикальной стороной, так что железка располагается в бухте или же вообще от зубца остается железка. Жилкование несовершенно актинодромное с постепенным переходом в перистонервное: базальные жилки в 2 раза и более тоньше главной жилки, могут достигать верхней четверти листа или кончаться в его нижней четверти или вообще не отличаться от остальных вторичных жилок. Базальные и вторичные жилки и их ответвления заканчиваются камптодромно, и только единичные ответвления базальных жилок иногда заканчиваются краспедодромно, или же у крупных листьев с тупой верхушкой и низко кончающимися базальными жилками и с 6—7 парами вторичных жилок часть базальных и вторичных жилок оканчивается краспедодромно. Яйцевидные и широкояйцевидные листья с базальными жилками конвергируют с листьями видов подрода *Aegeiros* (Duby) R. Kam. (черные тополя) и секции *Trepidae* Dode подрода *Populus* (осины), отличаясь от них, как правило, камптодромным окончанием базальных и вторичных жилок. Такие листья конвергируют еще с листьями *Cercidiphyllum* Siebold et Zucc. и *Trochodendroides* Berry. Этот вопрос детально освещен в работе T. Tanai (1981), в которой он, к сожалению, не учел наиболее константное отличие листьев этих родов: у *Populus* главная жилка более чем в 2 раза толще базальных жилок, тогда как у *Cercidiphyllum* и *Trochodendroides* верхние базальные жилки почти равны по толщине главной. Л. Ю. Буданцев (устное сообщение) также пришел к выводу о наибольшей надежности этого признака для различия листьев *Populus*, с одной стороны, и *Cercidiphyllum* и *Trochodendroides* — с другой. Игнорирование этого признака привело Tanai (1981) к причислению многих отпечатков, принадлежащих *Cercidiphyllum palaeojaponicum* Endo, к *Populus yubariensis* Tanai. Так, на сколько позволяют судить приведенные изображения, это очевидно для pl. 2, fig. 4, 5; pl. 3, fig. 2—4, 6; pl. 4, fig. 2; pl. 5, fig. 3, 5; pl. 6, fig. 1 (Tanai, 1981).

Кроме того, эти листья конвергируют с листьями рода *Idesia* Maxim., которые отличаются от листьев *Populus* почти одинаковой толщиной главной и верхних базальных и вторичных жилок, слабой асимметрией листа (обычно на одной половине инфрабазальных жилок на 1 больше, чем на другой) и значительно бо́льшим максимальным числом жилок (до 12), отходящих от основания листа. Изучение новых фотографий голотипа вида *P. grandifolia* Endo выявило, что по всем выше перечисленным признакам он принадлежит роду *Idesia* — **I. grandifolia (Endo) Iljinskaja comb. nov.** (=*Populus grandifolia* Endo, 1968, Bull. Nat. Sci Mus. (Tokyo), 11, 4 : 422, pl. 6, fig. 3; pl. 20, fig. 1). О. А. Сычева (1978) отнесла к виду *Populus grandifolia* отпечатки из верхнего оэцена Сахалина, принадлежащие действительно *Populus*.

Подрод *Tacamahaca* содержит 2 секции — секцию *Leucoides* Spach (левкоидные тополя) и секцию *Tacamahaca* (собственно бальзамические тополя). Левкоидные

тополя характеризуются листьями с сердцевидным основанием и базальными жилками, отходящими от основания листа, числом вторичных жилок больше 6, многочисленными короткими жилками в верхушке листа; только у видов этой секции встречается частичная краспедодромия у некоторых листовых форм.

Исследованный ископаемый материал позволил установить присутствие видов этой секции на Камчатке с позднего палеоцена по средний миоцен, в олигоцене Калининградской обл., в позднем олигоцене Восточного Казахстана, в раннем миоцене Западной Сибири и Сахалина, в среднем миоцене Приморья и в плиоцене Закарпатья (см. таблицу).

В эту таблицу не включен *P. germanica* (Menzal) Walter, который H. Walter (Mai, Walter, 1978) сближал с левкоидными тополями. Этот вид обнаружен в верхах верхнего эоцена Тима (Викулин, 1990). Листья *P. germanica* лопастные и характеризуются краспедодромным окончанием базальных и вторичных жилок и их ответвлений, что исключает принадлежность этого вида к секции *Leucoides*. Кроме того, у *P. germanica* устьица имеются и на верхней эпидерме, тогда как листья секции *Leucoides* гипостоматические (Паутов, 1996).

Секция *Tacamahaca* подразделяется на 2 ряда: ряд *Laurifoliae* Kom. (лавролистные тополя — в объеме, принятом С. Я. Соколовым и др., 1951) и ряд *Tacamahaca* (бальзамические тополя). Лавролистные тополя характеризуются очень большим различием формы листьев укороченных побегов — брахибластов и листьев удлиненных побегов — ауксибластов: листья брахибластов яйцевидные или широкояйцевидные, а листья ауксибластов удлиненно-яйцевидные, ланцетные или линейные. Последние конвергируют с листьями *Salix* L., от которых отличаются наличием базальных жилок и пары железок в основании пластинки.

Ископаемые остатки лавролистных тополей обнаружены в верхнем дании Приамурья, в палеоцене Вост. Казахстана, в эоцене Камчатки, Корякской обл., Сахалина, Приморья, Приамурья, Вост. Казахстана, в нижнем олигоцене Вост. Казахстана и в верхнем олигоцене и миоцене Камчатки (см. таблицу). Наибольшее разнообразие видов лавролистных тополей приурочено к эоцену.

Значительно позже появляется секция *Tacamahaca*. Ее наиболее древняя находка приурочена к позднему олигоцену Зап. Сибири и Вост. Казахстана. В раннем миоцене ее виды известны в Зап. Казахстане, Зап. Сибири, Приамурье и Сахалине, для среднего миоцена она установлена в европейской России, Центр. Якутии, Камчатке и Сахалине, для позднего миоцена — в Приморье и на Камчатке и для плиоцена — в Европейской России и на Камчатке (см. таблицу).

Представляется примечательным, что появление *Populus* на Камчатке совпало с позднепалеоценовым потеплением и инвазией многих теплолюбивых представителей: *Hamamelites palanensis* Budants., *Corylopsis kamtschatica* Budants., *Aesculus magnifica* (Newb.) Iljinskaja и др. В то же время наиболее холодостойкие виды подрода *Tacamahaca* — *Populus suaveolens* Fisch. и *P. balsamifera* L., доходящие сейчас на Чукотке до границы леса, имеют мало родственных видов, обнаруженных в ископаемом состоянии. История предковых видов *P. suaveolens* прослеживается с раннего миоцена и ограничивается территорией Дальнего Востока, тогда как для *P. balsamifera* совсем не обнаружено близких ископаемых видов. Сближавшийся с ним *P. balsamoides* Goepp. (Goeppert, 1855) не имеет к нему отношения. Более того, этот вид, вследствие ошибок авторов, работавших над ним после H. Goeppert, оказался сборным. Из ископаемых находок, опубликованных под названием *P. balsamoides*, 29 к нему не относятся: растения других семейств (3 находки), виды других подродов рода *Populus* (7), другие виды подрода *Tacamahaca* (10), определенные только до рода из-за неполной сохранности (5) и отнесенные к *Dicotylophyllum* sp. (4 находки).

В целом полученные данные свидетельствуют о том, что возникновение рода *Populus* отнюдь не было связано с арктической флорой и что род *Populus* ни в коем случае нельзя квалифицировать как арктотретичный. К позднему палеоцену его дифференциация уже достигла уровня подродов, между тем в меловой флоре Арктики

Ископаемые виды *Populus* подрода *Tacamahaca*, установленные с территории бывшего Советского Союза

Ископаемый вид			Современный близкий вид	
Название	Автор и год обнародования	Распространение	Название	Распространение
		Секция *Leucoides* Spach.		
P. gigantophylla Budants.	Буданцев, 1983	Верхний палеоцен—нижний эоцен, Камчатка	*P. heterophylla* L.	Юго-восток Северной Америки
P. snatolensis Budants.	Тот же	Верхний палеоцен—нижний эоцен, Камчатка	*P. ciliata* Wall. ex Royle	Зап. Гималаи
P. zaddachii Heer	Heer, 1869; Буданцев, Свешникова, 1964	Олигоцен, Калининградская обл.	То же	То же
P. jarmolenkoi (Iljinskaja) Iljinskaja	Ильинская в Баранова и др., 1976	Верхний олигоцен, Вост. Казахстан; нижний и средний миоцен, Сахалин; верхний миоцен, Приморье	» »	» »
P. parapacifica Cheleb.	Челебаева, 1988	Верхний олигоцен—нижний миоцен, средний миоцен, Камчатка	*P. heterophylla* L.	Юго-восток Северной Америки
P. pacifica Pneva et Schwarewa	Пнева и Шварева в Баранова и др., 1976	Нижний миоцен, Зап. Сибирь; средний миоцен, Центр. Якутия	*P. heterophylla* L. *P. lasiocarpa* Oliv. *P. ciliata* Wall. ex Royle	Юго-восток Северной Америки, Зап. Гималаи
P. emarginata Goepp.	Goeppert, 1855	Плиоцен, Закарпатье	*P. ciliata* Wall. ex Royle	Зап. Гималаи
		Секция *Tacamahaca*		
		Ряд *Laurifoliae* Kom.		
Populus sp. 2	Камаева, 1990	Верхний даний, Приамурье		
P. kryshtofovichii Iljinskaja	Ильинская, 1976	Верхний палеоцен, средний эоцен, верхний эоцен, Вост. Казахстан	*P. simonii* Carr	Китай, Корея, Ср. Азия
P. budantsevii Ablaev	Аблаев, 1985	Верхний палеоцен—нижний эоцен, средний эоцен, верхний эоцен, Камчатка; верхний эоцен, Корякская обл.	То же	То же

P. celashophylla (Baik.) Sycheva	Сычева, 1978	Нижний и средний эоцен, Сахалин	*P. laurifolia* Ledeb.	Зап. Сибирь—Сев. Монголия
P. eowightiana (Endo) Tanai et Uemura	Tanai et Uemura, 1991	Эоцен, Приамурье; верхний эоцен, Приморье	То же	То же
P. arnaudii (Sap.) Iljinskaja	Ильинская, 1963	Верхний эоцен, Вост. Казахстан	*P. angustifolia* Yames	Запад Северной Америки
P. iljinskajae Akhmet. sp. nov.		Эоцен, Приморье	*P. laurifolia* Ledeb.	Зап. Сибирь—Сев. Монголия
			P. angustifolia Yames	Запад Северной Америки
P. borissovii Iljinskaja et Akhmet. sp. nov.		Нижний олигоцен, Вост. Казахстан	*P. laurifolia* Ledeb.	Зап. Сибирь—Сев. Монголия
P. tacamahacifolia Cheleb.	Челебаева, 1978	Верхний олигоцен—нижний миоцен, средний—верхний миоцен, Камчатка	То же	То же
		Ряд *Tacamahaca*		
P. zaisanica Iljinskaja sp. nov.		Верхний олигоцен, Зап. Сибирь и Вост. Казахстан; нижний миоцен, Зап. Казахстан, Зап. Сибирь	*P. purdomii* Rehd.	Сев. и Зап. Китай
P. tsagajanica A. Pojark.	Пояркова, 1939	Нижний миоцен, Приамурье, Сахалин	*P. suaveolens* Fisch.	Вост. Сибирь—Дальн. Восток
			P. koreana Rehd.	Приморье, Корея
P. balsamoides Goepp.	Goeppert, 1855	Средний миоцен, плиоцен, европейская Россия	*P. pilosa* Rehd.	Зап. Монголия
P. suaveolenoides Baik.	Байковская, 1974	Верхний миоцен, Приморье	*P. suaveolens* Fisch.	Вост. Сибирь—Дальн. Восток
P. protosuaveolens Cheleb. sp. nov.		Нижний плиоцен, Камчатка	*P. suaveolens* Fisch.	То же
P. aldanensis Iljinskaja	Ильинская в Баранова и др., 1976	Средний миоцен, Центр. Якутия	*P. trichocarpa* Mill.	Тихоокеанская Северная Америка
P. parasansugavensis Cheleb. et Lavrenko sp. nov.		Средний и верхний миоцен, Камчатка		
P. baikovskiae Baranova ex Fotjanova	Фотьянова, 1988	Нижний миоцен, Сахалин; верхний миоцен, Приморье		

его представители отсутствуют. Логично предположить, что область его возникновения и первичной дифференциации лежала южнее (возможно, 30—40° с. ш.).

Platanus hyrcanica (Palib.) Iljinskaja comb. nov.
(табл. I, *1—4*; см. рисунок)

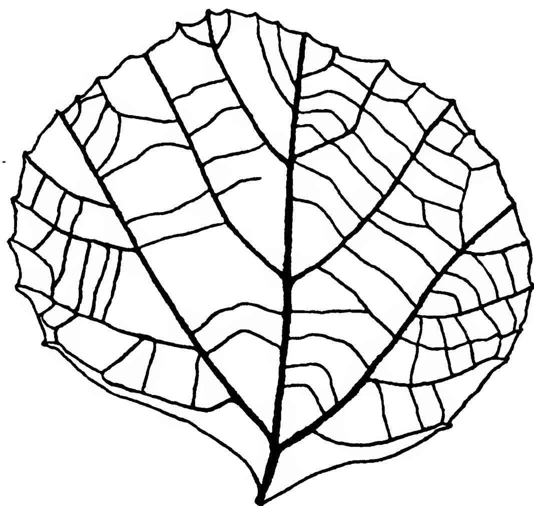
— *Populus hyrcanica* Palib. 1930, Изв. Гл. геол.-разв. управл. 46, 7 : 128, табл. I, фиг. 7; Палибин, 1937, Тр. БИН АНСССР, сер. 1, Фл. и сист. высш. раст. 4 : 183.

Leaf entire, 2 cm long and 2.2 wide, rounded; base wide cuneate, slightly emarginate; apex obtuse asymmetrical. Margin emarginate — toothed, dents 0.4 mm high. Central and lateral veins of the first rank are 0.3 mm in width which remains unchanged along the length. Secondary veins craspedodromous, in amount of 3—4. Tertiary veins 3—4 times thinner than first-ranked veins, straight or slightly curved, running at a right angle to secondary veins. Fourth — ranked viens are somewhat thinner than tertiary veins and perpendicular to them.

Holotype: leaf impression, Lower Senomanian, near Aush village, Armenia; specimen 17, coll. 3002, CNIGR Museum. Palibin, 1930, l. c. Plate I, Fig. 7. — Pl. I, see the drawing.

Голотип: отпечаток листа, нижний сеноман, около с. Ауш, Армения; обр. 17, кол. 3002, ЦНИГР Музей; Палибин, 1930 : табл. I, фиг. 7. (Табл. I; см. рисунок).

Описание. Лист цельный, 2 см дл. и 2.2 см шир., округлый, асимметричный с ширококлиновидным, слегка выемчатым основанием, низбегающим на черешок (табл. I, *2*), и с тупой асимметричной верхушкой. Край, за исключением основания, выемчато-зубчатый. Зубцы в числе 5 пар на 1 см, короткие (0.4 мм выс.), треугольные, причем зубцы, в которых оканчиваются вторичные жилки, чаще несколько выше остальных (табл. I, *4*), но могут быть и заметно ниже их (табл. I, *3*), так же как и зубец, в котором кончается центральная жилка (табл. I, *4*). Центральная жилка 1-го порядка около 0.3 мм толщ., почти не меняющейся на всем своем протяжении, в основании слегка изогнутая, выше прямая. Боковые жилки 1-го порядка равны ей по толщине (табл. I, *4*), отходят от нее на 2 мм выше основания пластинки под углом 35 и 40°, прямые, у края листа слегка отогнутые. От них отходят 4 краспедодромных ответвления к краю листа, отдающие краспедодромные базископические и акроскопические ответвления в зубцы. Вторичные жилки в числе 3 и 4 краспедодромные (см. рисунок), отходят от центральной жилки под углом 50—55°, нижние из них равны по толщине жилкам 1-го порядка, слегка дуговидно изогнутые, начинаются



Голотип *Platanus hyrcanica*, ранний сенон, с. Ауш (рис. И. А. Ильинской).

несколько выше середины листа; остальные вторичные жилки отчетливо видные, более тонкие и более сильно дуговидно изогнутые. Третичные жилки отчетливые, в 3—4 раза тоньше жилок 1-го порядка, в числе 4 на 1 см, прямые или слегка изогнутые, перпендикулярные вторичным жилкам. Жилки 4-го порядка немного тоньше третичных, перпендикулярные к ним (табл. I, *4*).

Примечание. Одинаковая толщина всех жилок 1-го порядка, не меняющаяся у них, а также и у вторичных жилок на всем их протяжении, в сочетании с их краспедодромностью свидетельствуют о принадлежности этого отпечатка листу *Platanus*, а не *Populus*.

Platanus daralagensis (Palib.) Iljinskaja comb. nov.
(табл. II, *1—6*)

— *Populus daralagensis* Palib. 1937, Тр. БИН АНСССР, сер. 1, Фл. и сист. высш. раст. 4 : 184, табл. I, фиг. 2.

Leaves entire, 3.3—3.7 cm long, deltoid or deltoid-wide ovate. Base truncate or wide cuneate transformed into narrow cuneate at the petiole. Apex wide, obtuse, slightly retuse. Margin emarginate — toothed except the base, dents up to 1 mm in height. Central vein 0.6 mm wide along the whole length; lateral veins of the first rank and secondary veins are 2 times thinner than central one. Secondary veins occur in 3 pairs. Tertiary veins cobwebby, slightly curved, running at a right or slanting angle to secondaries.

Holotype: leaf impression, Lower Senomanian, near Aush village, Armenia; specimen 28a, coll. 219, Komarov Botanical Institute RAS, Palibin, 1937, l. c. Plate I, Fig. 2. — Pl. II, *1—4*.

Голотип: отпечаток листа, нижний сеноман, около с. Ауш, Армения, обр. 28а, кол. 219, БИН РАН; Палибин, 1937 : табл. I, фиг. 2. (Табл. II, *1—4*).

Исследованный материал: кол. 219, обр. 28а, 28б, 28в.

Описание. Пластинка 3.3—3.7 см дл. и 4.2—5.0 см шир., цельная, дельтоидная или дельтоидно-широкояйцевидная. Основание срезанное или ширококлиновидное у черешка, переходящее в узкоклиновидное (табл. II, *2*). Верхушка широкая, тупая, с неглубокой выемкой. Край, за исключением основания, выемчато-зубчатый. Зубцы в числе 5 на 1 см, конические, до 1 мм выс. (табл. II, *4*), причем зубцы на конце боковых жилок 1-го порядка (табл. II, *3*, *4*), а иногда и вторичных жилок (табл. II, *6*) в 2—3 раза короче остальных зубцов и расположены на дне широкой выемки; иногда край в верхушке листа кругловолнистый без зубцов. Центральная жилка 0.6 мм толщ. на всем своем протяжении. Боковые жилки 1-го порядка вдвое ее тоньше (табл. II, *2*), отходят от нее слегка асимметрично под углом 45—55° на 0.4 см выше основания пластинки и отдают 5 относительно тонких прямых, краспедодромных базископических ответвлений и одно дуговидное акроскопическое. Вторичные жилки по толщине почти не отличаются от боковых жилок 1-го порядка (табл. II, *2*), в числе 3 пар, краспедодромные почти прямые или слегка дуговидные начинаются ниже середины листа. Третичные жилки паутиновидные в числе 5 на 1 см, слегка изогнутые (табл. II, *2*, *3*, *6*), перпендикулярные вторичным или косо к ним проходящие. Перпендикулярные им жилки 4-го порядка видны только местами (табл. II, *3*). Черешок составляет 0.43 длины пластинки 0.6 мм толщ. у начала пластинки и 1.6 мм толщ. в основании (табл. II, *1*, *2*).

P. daralagensis отличается от *P. hyrcanica* дельтоидной или дельтоидно-широкояйцевидной формой пластинки, отсутствием зубца на конце центральной жилки и более мелкими зубцами на конце боковых жилок 1-го порядка, а главное, боковыми жилками 1-го порядка, вдвое более тонкими по сравнению с центральной, и паутиновидными третичными и четвертичными жилками.

В заключение автор выражает свою искреннюю признательность профессорам Еве Заставняк (Eva Zastawniak) и Казухико Уемура (Kazuhiko Uemura), любезно приславшим фотографии голотипов ископаемых видов *Populus*, описанных с территории Польши и Японии.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49851).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Флоры Корякско-Камчатской области и вопросы стратиграфии континентального кайнозоя. Владивосток, 1985. 60 с.

Баранова Ю. П., Ильинская И. А., Никитин В. П. и др. Миоцен Мамонтовой Горы (стратиграфия и ископаемая флора). М., 1976. 284 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АНСССР; Вып. 233).

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 142 с.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю., Свешникова И. Н. Третичная флора Калининградского полуострова. IV // Тр. БИН АНСССР. 1964. Сер. 8. Палеоботаника. Вып. 5. С. 82—112.

Викулин С. В. О западных и восточных связях позднеэоценовой флоры Тима // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 920—928.

Ильинская И. А. Ископаемые флоры горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. II // Тр. БИН АНСССР. 1963. Сер. 8. Палеоботаника. Вып. 4. С. 141—188.

Ильинская И. А. Новые ископаемые виды *Populus* и *Ampelopsis* из Зайсанской впадины // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1580—1581.

Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974. Т. 1. 190 с.

Камаева А. М. Стратиграфия и флора пограничных отложений мела и палеогена Зейско-Буреинской впадины. Хабаровск, 1990. 58 с.

Камелин Р. В. Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Комаров В. Л. Род *Populus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 216—242.

Криштофович А. Н. Меловая флора Сахалина. 1. Мгач и Половинка // Тр. Дальневосточ. фил. АНСССР. Сер. геолог. 1937. Т. 2. С. 3—103.

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Меловая флора Сахалина. Л., 1960. 122 с.

Палибин И. В. Верхнемеловая флора юго-востока Закавказья // Изв. Гл. геол.-разв. упр. 1930. Т. 49. № 7. С. 905—914.

Палибин И. В. Меловая флора Даралагеза // Тр. БИН АНСССР. 1937. Сер. 1. Фл. и сист. высш. раст. Вып. 4. С. 171—197.

Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа и эволюции тополей: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 36 с.

Пояркова А. И. К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна // Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову. Л., 1939. С. 631—682.

Соколов С. Я. с участием *Шипчинского Н. В.* и *Ярмоленко А. В.* Род *Populus* L. // Деревья и кустарники СССР. Л., 1951. Т. 2. С. 174—217.

Сычева О. А. Раннепалеогеновая флора Углегорского района острова Сахалин и ее значение для стратиграфии: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Л., 1978. 25 с.

Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена. М., 1988. 190 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 231).

Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки. М., 1978. 155 с.

Челебаева А. И. Позднеолигоценовая—раннемиоценовая флора Камчатки // Очерки по геологии Камчатки и Корякского нагорья. М., 1988. С. 25—68.

Goeppert H. Tertiärflora von Schossnitz in Schlesien. Görlitz, 1855. 52 S.

Heer O. Miocene baltische Flora // Beitr. Nat. Preuss. Königl. physikalisch-ökonomisch. Ges. Königsberg, 1869. Bd 2. S. 1—104.

Mai D. H., Walther H. Die Floren der Haselbächer Serie in Weisselster-Becken (Bezirk Leipzig, DDR) // Abh. Staat Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden. 1978. Bd 28. S. 1—200.

Tanai T. The revision of the so-called «*Cercidiphyllum*» leaves from the Paleogene of North Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. 1981. Vol. 19. N 4. P. 451—484.

Tanai T., Uemura K. The Oligocene Noda flora from the Yuyawan area of the Western end of Honshu, Japan. Pt 1 // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). Ser. C. 1991. Vol. 17. N 2. P. 57—80.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XI 1999

SUMMARY

The study of herbarium specimens of the extant species of *Populus* provided diagnostic features of leaf morphology of the genus, its subgenera, sections and series. Reexamination of fossil remains from the territory of the FSU which were previously assigned to *Populus* showed that all of the Cretaceous remains and vast majority of the Danian fossils did not belong to this genus. The extinct species of *Populus* were treated by a team of paleobotanists and each species was presented on photographs, which demonstrate all the diagnostic characters used. For the subgenus *Tacamahaca*, 25 extinct species were recognized which mostly refer to the section *Leucoides* and series *Laurifoliae* of section *Tacamahaca*. The most ancient finding of the latter is dated the late Danion, while that of the section *Leucoides* is assigned an age to late Paleocene. A revision of geological history of the genus *Populus* does not support the hypothesis of its Arcto-Tertiary origin. *Platanus hyrcanica* and *P. daralagensis* from the lower Senomanian of Armenia, which are excluded from the genus *Populus*, are described and illustrated.

УДК 561 : 582.45 (574.1) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 6

© А. И. Киричкова

РОД *NILSSONIOPTERIS* (*BENNETTITALES*) В РАННЕЙ ЮРЕ МАНГЫШЛАКА (ЗАПАДНЫЙ КАЗАХСТАН)

A. I. KIRITCHKOVA. THE GENUS *NILSSONIOPTERIS* (*BENNETTITALES*) FROM THE LOWER JURASSIC OF MANGYSHLAK (WEST KAZAKHSTAN)

Проведен обзор литературных данных по роду *Nilssoniopteris*, составлен дополненный диагноз рода. Анализ морфологических и эпидермальных признаков лентовидных цельных листьев рода выявил, что систематика рода может быть разработана только с учетом эпидермального строения, признаки которого могут быть приняты в качестве диагностических. Описано 5 новых видов *Nilssoniopteris* из нижнеюрских отложений (кокалинская свита) Мангышлака: *N. artemii* sp. nov., *N. denticuligera* sp. nov., *N. kokalensis* sp. nov., *N. shairensis* sp. nov., *N. zinae* sp. nov.

Ключевые слова: *Nilssoniopteris*, юра, Мангышлак, систематика, эпидермальные признаки.

Род *Nilssoniopteris* был предложен A. Nathorst (1909 : табл. 6, фиг. 23, 24, 25; табл. 7, фиг. 7) для линейных цельных листьев типа *Nilssonia*, но отличающихся от последних дихотомирующими боковыми жилками и извилистыми стенками клеток их эпидермы. К сожалению, Nathorst не привел диагноз рода. При описании листьев *Nilssonia* из юры Швеции он привлек образец из юры Иоркшира (Gloughton Wyke) Англии и обнаружил, что листья последнего строением эпидермы отличаются от таких же лентовидных листьев рода *Nilssonia*. Nathorst выделил их в род *Nilssoniopteris*, предположив, что они принадлежат папоротникам; видовое название «*tenuinervis*» он позаимствовал, видимо, у *Nilssonia tenuinervis* — вида, установленного им ранее из этого же местонахождения в Англии (Nathorst, 1880). Позднее H. Thomas, N. Bancroft (1913) выяснили, что Nathorst отнес к *Nilssoniopteris tenuinervis* разные листья: листья на фиг. 23 и 25 (Nathorst, 1909 : табл. 6) принадлежат *Taeniopteris vittata*, описанному A. Brongniart (1831), лист на фиг. 24 (Nathorst, 1909 : табл. 6) относится к *Nilssonia tenuinervis*, а эпидерма на фиг. 7 (Nathorst, 1909 : табл. 7) происходит с листа *Taeniopteris vittata*, изображенного на фиг. 23 (Nathorst, 1909 : табл. 6).

Позднее T. Harris (1932) предложил 2 новых рода для цельных лентовидных листьев с дихотомирующими боковыми жилками и с боковым прикреплением пластинки листа к основному рахису, но с разным типом строения эпидермы. Для листьев с цикадовым типом строения эпидермы был предложен род *Doratophyllum*, для листьев с беннеттитовым типом строения — род *Taeniozamites* с типовым видом *Taeniozamites vittata* (Brongn.) T. M. Harris. Однако R. Florin (1933) для лентовидных листьев с беннеттитовым типом строения эпидермы восстановил предложенное

Nathorst родовое название *Nilssoniopteris* как приоритетное, считая *Taeniozamites* синонимом *Nilssoniopteris*.

Harris (1937, 1969), принимая точку зрения Florin о приоритете рода *Nilssoniopteris*, впервые сформулировал диагноз рода и предложил в качестве типового вида *Taeniopteris vittata* Brongn. При этом он отмечал, что положение рода *Nilssoniopteris* в таксономическом плане остается не выясненным, потому что *Taeniopteris vittata* по-прежнему типовой вид рода *Taeniopteris*.

Н. П. Гомолицкий (Gomolitzky, 1987) выступил с предложением о консервации рода *Nilssoniopteris* как приоритетного перед *Taeniozamites*. Последнее действительно сейчас не вызывает сомнений, но не решает проблемы о статусе рода *Nilssoniopteris*, поскольку *Taeniopteris vittata* Brongn. остается типовым видом рода *Taeniopteris*. Однако в примечании редакции журнала «Taxon» к этому предложению (Gomolitzky, 1987 : 648) сказано, что Brongniart (1831) установил род *Taeniopteris* с 3 видами: *T. vittata* Brongn., *T. latifolia* Brongn. и *T. bertrandii* Brongn., из которых *T. vittata* является лектотипом рода *Taeniopteris*, и становится очевидным, что если этот вид признать типовым видом рода *Nilssoniopteris*, то встает вопрос о необходимости сохранения рода *Taeniopteris*, типовыми видами которого могут быть *T. latifolia* и *T. bertrandii*. Здесь лишь следует добавить, что род *Taeniopteris* действительно необходимо сохранить для лентовидных, цельных черешковых листьев с дихотомирующими боковыми жилками и боковым прикреплением пластинки листа к основному рахису, но эпидермальное строение которых остается неизвестным.

В настоящее время род *Nilssoniopteris* широко вошел в палеоботаническую литературу. В его составе насчитывается около 45 видов, установленных главным образом по особенностям строения эпидермы листьев. Наиболее разнообразен род в юрских флорах Евро-Синийской палеофлористической области главным образом Северного полушария — Гренландии (Harris, 1932), Англии (Harris, 1969), Швеции и Норвегии (Florin, 1933; Manum et al., 1991), Грузии (Долуденко, Сванидзе, 1969), Казахстана (Долуденко, Орловская, 1976; Киричкова, 1973), Средней Азии (Василевская и др., 1972; Гомолицкий, 1974). В раннемеловое время род получил широкое распространение в Восточной Сибири (Самылина, 1963, 1964; Киричкова, 1984, 1985) и в Приморье (Самылина, 1964; Красилов, 1967), и лишь отдельные виды известны из нижнемеловых отложений Англии (Watson, Sincock, 1992) и Монголии (Krassilov, 1988).

Анализ систематического состава рода *Nilssoniopteris* и особенностей морфологии показал, что набор морфологических признаков у этих листьев в целом невелик. Поэтому при разработке систематики рода на первое место выступают признаки эпидермального строения. Это в первую очередь топография эпидермы нижней и верхней поверхностей листа, характер стенок основных клеток эпидермы, ориентация, частота и расположение устьиц в устьичных полосах, форма и степень кутинизации замыкающих клеток устьиц, форма побочных клеток, характер их стенок и степень кутинизации, размеры устьичного комплекса (двух замыкающих и двух побочных клеток), наличие или отсутствие трихомных образований. Из морфологических признаков для целей систематики рода могут быть использованы лишь частота дихотомии боковых жилок, количество жилок на 0.5 см длины листа по его краю и в какой-то степени размеры листьев.

Многочисленные, но морфологически неразнообразные лентовидные остатки листьев *Nilssoniopteris*, описываемые в этой статье, приурочены к кокалинской свите Мангышлака. Свита в пределах региона имеет спорадическое распространение, приурочена к небольшим впадинам доюрского рельефа. Она является нижним стратоном угленосной юрской толщи Мангышлака. Свита мощностью до 55 м с резким несогласием залегает на породах пермо-триаса и представлена пестроцветной толщей слабо сцементированных песчаников, глин, алевритистых глин с подчиненными прослоями конгломератов, гравелитов и углистых глин (Киричкова и др., 1989).

Кокалинская свита, несмотря на в основном песчаный грубозернистый состав, богата остатками растений. Многочисленная коллекция их собрана нами по всему

разрезу свиты и во всех ее проявлениях в естественных обнажениях Горного Мангышлака. Растительные остатки представлены в виде листовых фитолейм различной степени сохранности и в меньшей степени — в виде отпечатков листьев, олиственных побегов, стволов, разнообразных фруктификаций.

В систематическом отношении в тафофлорах кокалинской свиты преобладают голосеменные, главным образом разнообразные беннеттитовые и хвойные. В значительно меньшем количестве представлены папоротники из родов *Clathropteris*, *Hausmannia*, *Lobifolia*, *Cladophlebis*. Из хвойных присутствуют побеги *Brachyphyllum*, изолированные листья *Elatocladus*, *Ferganiella* и листья сциадопитиевого типа. Наиболее многообразны в отложениях кокалинской свиты остатки листьев и фруктификаций беннеттитовых. Почти во всех местонахождениях кокалинской свиты вместе с отмеченными выше формами найдены линейные цельные листья *Nilssoniopteris*, сегментированные листья *Anomozamites*, *Pterophyllum*, разнообразные по форме и размерам чешуи *Cycadolepis*, стробилы и изолированные брактеи *Williamsonia*, *Williamsoniella*. Причем по количеству находок эта группа растений всегда преобладает над другими. Представляется, что в конце ранней юры беннеттитовые имели широкое распространение на территории Мангышлака, составляя почти чистые ценозы.

Из кокалинской свиты ранее нами уже было описано 3 вида *Nilssoniopteris* (Киричкова, 1973): *N. papillifera* Kiritch., *N. linearis* Kiritch., *N. latifolium* Kiritch. Из них лишь листья *N. linearis* выделяются по морфологии: небольшой шириной, тонкой по консистенции пластинкой с густым жилкованием. 2 других вида четко различаются только по строению эпидермы. Основные клетки эпидерм у листьев *N. papillifera* снабжены утолщенными папиллами, тогда как у листьев *N. latifolium* этот признак отсутствует. Кроме уже описанных нами видов выделено еще 6, из них 5 — новые: *N. artemii* sp. nov., *N. denticuligera* sp. nov., *N. glandulosa* Florin, *N. kokalensis* sp. nov., *N. shairensis* sp. nov., *N. zinae* sp. nov. Листья *N. denticuligera* имеют мелкозубчатый край, верхушки зубчиков которого направлены в сторону верхушки листа. Этим они отличаются от листьев английского вида *N. pristis* T. M. Harris (Harris, 1969), у которых край скорее пильчатый. Боковые жилки у листьев всех кокалинских видов *Nilssoniopteris* чаще всего отходят от основного стержня почти под прямым углом; они простые или дихотомируют однажды близ основания, реже, когда все жилки дихотомируют и даже не один раз, как например у *N. linearis*.

В целом по морфологии листья *Nilssoniopteris* из кокалинской свиты мало разнообразны. Напротив, по строению эпидерм они различаются довольно четко. Из 9 изученных видов только у листьев *N. linearis*, *N. papillifera* и *N. glandulosa* основные клетки эпидермы снабжены четкими папиллами, чаще, но в основном на нижней эпидерме присутствуют основания волосков, разбросанные по всей поверхности или приуроченные к краевым зонам основного рахиса, как например у *N. artemii* (табл. I, *4*). Выдержанным признаком является ширина устьичных и безустьичных полос. Часто они равны по ширине, как у *N. kokalensis* (табл. III, *6*). Но у листьев *N. zinae* (табл. IV, *2*), *N. glandulosa* ширина устьичных полос в 3—4 раза шире безустьичных; последние выражены в виде узких, в 3—4 ряда удлиненных клеток; в таких случаях количество устьиц на ширину устьичной полосы приходится до 8. Напротив, у *N. artemii* безустьичные полосы даже шире устьичных, на ширину которых приходится всего лишь 3—4 устьица (табл. I, *3*, *5*). Важным диагностическим признаком является характер извилистости стенок клеток. Обычно, как у всех *Bennettitales*, стенки клеток синусоидально извилистые, причем извилистость частая, глубокая, извилины с широко закругленными верхушками, как у листьев *N. denticuligera* (табл. II, *3*, *4*), *N. artemii* (табл. I, *2*, *5*). Однако встречается извилистость частая, глубокая, но верхушки извилин приостренные и, как правило, с кутикулярными утолщениями — *N. kokalensis* (табл. II, *5*, *7*). Напротив, у листьев *N. shairensis* стенки основных клеток верхней эпидермы вообще прямые или изогнуто-вогнутые, иногда с четковидными утолщениями (табл. III, *8*, *9*); у клеток нижней эпидермы стенки, как правило, синусоидально извилистые или слегка извилистые (табл. IV, *4*). Стенки

основных клеток под рахисом нижней и верхней эпидермы, как правило, у листьев всех видов прямые, редко слегка извилистые. К разряду выдержанных признаков можно отнести расположение устьиц в устьичных полосах: чаще устьица неориентированные, как у *N. zinae* и *N. kokalensis* (табл. II, *6*; IV, *2*), реже бóльшая часть устьиц ориентированы поперек направлению жилок (табл. I, *3*).

Ниже приведены диагноз рода и описание новых видов из нижнеюрских отложений Мангышлака. В рубрике «сравнение» приводится сравнение с наиболее близкими видами *Nilssoniopteris*. Это в какой-то степени листья *Nilssoniopteris* из верхнеюрских отложений Грузии (Долуденко, Сванидзе, 1969) и средней юры Англии (Harris, 1969). Близкие на первый взгляд листья этого рода из нижне-среднеюрских отложений Южного Казахстана (Долуденко, Орловская, 1976) оказались недостаточно полно описаны и изображены. Гренландские виды *Nilssoniopteris*, а также раннемеловые из Восточной Сибири, в том числе и Южного Приморья (Harris, 1926, 1932; Самылина, 1963, 1964; Красилов, 1967; Киричкова, 1984, 1985), очень отличаются по строению эпидермы общей топографией, большей степенью кутинизации всех элементов эпидермы, морфологией устьичного комплекса.

При описании эпидермы листьев *Nilssoniopteris* использовались термины, предложенные В. А. Самылиной, А. И. Киричковой (1973, 1991). Коллекция хранится во ВНИГРИ, в отделе Стратиграфии и палеонтологии под № 747, Санкт-Петербург.

Род *Nilssoniopteris* Nathorst, 1909

Taeniozamites T. M. Harris, 1932, Medd. Grönland, 5, 5 : 33.

Ниже приводится уточненный диагноз рода.

Leaves petiolate, linear, lanceolate, lamina simple, attached laterally to midrib, leaving part of upper surface of midrib exposed. Margins entire or denticulate, apex rounded. Veins free, simple or forked, ending at margin. Leaves hypostomatic. Ordinary epidermal cells with stronly sinuous or broadly lobed walls. Stomata syndetocheilic, with two subsidiary cells. Guard cells are oval, narrowly-oval or rounded form with crescent-shaped dorsal thickenings of cutin.

Type species: *Nilssoniopteris vittata* (Brongn.) Florin — *Taeniozamites vittata* Brongn. (Brongniart, 1831; Florin, 1933).

Листья черешковые, широко- и узколентовидные, цельные, с закругленным или клиновидно оттянутым основанием, закругленной верхушкой, ровным или мелкозубчатым краем. Пластинка листа прикрепляется к бокам основного стержня, оставляя свободной его верхнюю часть. Жилки отходят от главного стержня под широким углом, свободные, простые или дихотомирующие. Листья гипостоматные. Основные клетки эпидермы с извилистыми, синусоидально извилистыми стенками. Устьица синдетохейльные, имеют две побочные клетки; замыкающие клетки различные по форме, от широкоовальных до узких серповидных, кутинизированных с дорсальной стороны.

Типовой вид: *Nilssoniopteris vittata* (Brongn.) Florin. — *Taeniopteris vittata* Brongn. (Brongniart, 1831; Florin, 1933).

Nilssoniopteris artemii Kiritch. sp. nov.
(табл. I, *1—6*)

Leaves linear, petiolate with recurved base, rounded apex and entire margins, more than 15 cm long, 2—5 cm wide, about 10—15 veins per 0.5 cm of leaf lenght. Ordinary cells of upper epidermis are rectangular, isodiametric with strongly sinuous walls. Trichomes absent. Ordinary cells of lower epidermis are rounded, or polygonal with strongly sinuous walls. Stomatal bands are two times narrower than non-stomatal bands, 2—3, rarely 4 stomata per width of stomatal band. Hair bases seldom. Stomata frequently,

oriented transeversely to vein direction. Subsidiary cells are oval, wide oval, different in size, with irregularly undulate walls. Guard cells are oval, narrow oval with obtuse polar ends.

Holotype. VNIGRI, coll. 747, N 1892/28. West Kazakhstan, Mangyshlak, near well Chaga-Bulak, the Early Jurassic (Toarcian), kokalinskaja suite.

Листья линейные с оттянутым основанием, с закругленной верхушкой, ровные по краю; более 15 см дл. и 2—5 см шир. На 0.5 см длины листа по краю приходится 10—15 жилок. Основные клетки эпидермы квадратные, изодиаметрические, стенки клеток синусоидально извилистые, без трихом. На нижней эпидерме безустьичные полосы вдвое шире устьичных, основные клетки округлые, изодиаметрические, с синусоидально извилистыми стенками. Присутствуют редкие основания волосков. На ширину устьичной полосы приходится 2—3, реже 4 устьица. Устьица частые, ориентированы поперек направлению жилок. Побочные клетки устьиц эллиптические, широкоэллиптические, часто разновеликие, с неравномерно извилистыми стенками. Замыкающие клетки овальные, узкоовальные с закругленными полярными концами.

Голотип. ВНИГРИ, колл. 747, обр. 1892/28; Западный Казахстан, Мангышлак, колодец Чага-Булак, конец ранней юры (тоар?), кокалинская свита.

Вид назван в честь геолога Артема Климентьевича Калугина.

Описание. Листья линейные, крупные, черешковые, со слегка оттянутым основанием, закругленной верхушкой и рельефными на нижней поверхности жилками, более 15 см дл. и 2—5 см шир. с цельными ровными краями. Жилки частые, отходят от рахиса под прямым углом. На 0.5 см длины листа приходится 10—15 жилок.

Пластинка листа довольно тонкая. Верхняя эпидерма сложена в основном квадратными, реже изодиаметрическими клетками. Жилкование почти не выражено, лишь местами различаются широко расставленные полосы из 2—3 рядов несколько удлиненных квадратных клеток. Стенки клеток синусоидально извилистые; извилистость неглубокая, частая. Над основным рахисом клетки продолговато-четырехугольные, квадратные, с прямыми стенками, более сильно утолщенными, чем у других основных клеток. Все основные клетки верхней эпидермы лишены трихомных образований. Лишь вдоль рахиса листа имеются редкие основания волосков. На нижней эпидерме четко различаются устьичные и безустьичные полосы, причем безустьичные полосы несколько шире устьичных. Основные клетки в полосах изодиаметрические, округлые, с довольно тонкими синусоидально извилистыми стенками, с такой же извилистостью, как и у клеток верхней эпидермы. Трихомы на основных клетках эпидермы отсутствуют, но в устьичных полосах встречаются очень редкие одноклеточные основания волосков. Основные клетки над рахисом такие же, как и клетки над рахисом на верхней эпидерме, местами лишь более вытянутые. Основания волосков здесь отсутствуют. На ширину устьичной полосы приходится 2—3, реже 4 устьица, образующие нечеткие ряды. Устьица ориентированы в основном поперек направления жилок или наклонно к ним и довольно часты в рядах, присутствуют смежные устьица. Замыкающие клетки эллиптические, часто узкоэллиптические, слегка вытянутые, с закругленными полярными концами. Побочные клетки эллиптические, широкоэллиптические, как равно-, так и неравновеликие; стенки их неравномерно извилистые, причем верхушки извилин часто острые, из-за чего создается впечатление шиповатости поверхности стенки. Иногда присутствуют 1—2 венечные клетки. Примерные размеры устьичного комплекса (замыкающие и побочные клетки) 17.0—26.8 × 28.8—37.0 мкм; размеры замыкающих клеток 5.3—7.2 × 11.4—32.3 мкм.

Сравнение. Отличительными признаками листьев *N. artemii* являются квадратные основные клетки на верхней эпидерме, а главное, широкие безустьичные полосы и почти в 2 раза более узкие устьичные полосы, частые и в основном ориентированные поперек направления жилок устьица, побочные клетки которых имеют тонкие стенки. Листья *N. kokalensis*, описываемые далее, отличаются наличием на нижней эпидерме сильно кутинизированных оснований волосков, бобовидными с оттянутыми полярны-

ми концами замыкающими клетками и более широкими устьичными полосами. По топографии нижней эпидермы листья нового вида несколько напоминают листья *N. longifolia* Dolud. из верхней юры Грузии (Долуденко, Сванидзе, 1969). Однако последние отличаются меньшей шириной и менее густым жилкованием, а также неориентированными устьицами, ровными стенками побочных клеток и иной морфологией основных клеток верхней эпидермы как пластинки листа, так и основного рахиса. Близкие на первый взгляд листья *N. latifolium* Kiritch. (Киричкова, 1973) отличаются иной топографией нижней эпидермы, где устьичные полосы шире безустьичных, а побочные клетки устьиц узкоэллиптические, даже меньше замыкающих.

Материал. 20 образцов с отпечатками неполных линейных листьев происходят из Горного Мангышлака: колодец Чага-Булак, слой (сл.) 7, обр. 1884—1890/28; гора Кокала, сл. 4, обр. 115, 116, 117/65; пос. Шаир, сл. 1, обр. 1745—1756/21; нижняя половина кокалинской свиты, конец ранней юры.

Nilssoniopteris denticuligera Kiritch. sp. nov.

(табл. I, *7*; II, *1—4*)

Leaves linear, more than 6 cm long, 2.5 cm wide, margins denticulate, about 10 veins per 0.5 cm of leaf length. Ordinary cells of upper and lower epidermises are polygonal with strongly sinuous walls. Trichomes are absent. Lower epidermis divided into stomatal and non-stomatal bands equal in width. Hair bases oval, rare. Stomata frequent, irregularly scattered, 4—5 or rarely 6—7 stomata per width of stomatal band. Subsidiary cells narrow oval with flat or slightly undulate walls, more cutinized than ordinary cells of epidermis. Guard cells thickly cutinized with slightly drawn out polar ends.

Holotype. VNIGRI, coll. 747, N 344/5 West Kazakhstan, Mangyshlak, mountain Kokala, the Early Jurassic (Toarcian?), kokalinskaja suite.

Листья линейные, более 6 см дл., до 2.5 см шир., мелкозубчатые по краю. На 0.5 см длины листа приходится 10 жилок, жилки заканчиваются в зубцах края. Верхняя и нижняя эпидермы сложены изодиаметрическими клетками с синусоидально извилистыми стенками. Трихомные образования отсутствуют. Устьичные и безустьичные полосы на нижней эпидерме равные по ширине. Присутствуют редкие округлые основания волосков. Устьица частые, неориентированные. На ширину полосы приходится 4—5, иногда 6—7 устьичных рядов. Побочные клетки узкоэллиптические, с ровными волнистыми стенками, более кутинизированные, чем основные клетки. Замыкающие клетки узкоовальные плотно сжатые, сильно кутинизированные с приостренными полярными концами.

Голотип. ВНИГРИ, колл. 747, обр. № 344/5, Западный Казахстан, Мангышлак, гора Кокала, конец ранней юры (тоар?), кокалинская свита.

Описание. Листья линейные, более 6 см дл., до 2.5 см. шир. Пластинка листа по краю мелкозубчатая, причем притупленные верхушки зубцов направлены в сторону верхушки листа. Основной рахис до 2.5 мм шир., поперечно-морщинистый. На 0.5 см длины листа приходится до 10 жилок. Жилки отходят от рахиса под прямым углом, редко дихотомируют близ своего основания, заканчиваются в зубцах края.

Пластинка листа довольно плотная. Верхняя эпидерма сложена изодиаметрическими основными клетками, жилкование не выражено. Стенки клеток синусоидально извилистые, извилистость глубокая, частая, верхушки извилин широкоокруглые, некутинизированные. Трихомные образования отсутствуют. На нижней эпидерме четко различаются устьичные и безустьичные полосы, равные по ширине. Основные клетки в полосах по форме и размерам в основном изодиаметрические, с синусоидально извилистыми стенками. Извилистость и степень кутинизации такие же, как и у основных клеток верхней эпидермы. Трихомы на основных клетках эпидермы отсутствуют. Встречаются лишь редкие округлые основания волосков. Устьица в полосах довольно частые, с тенденцией располагаться рядами, чаще не ориентированные или ориентированные поперек направления жилок. На ширину полосы

приходится 4—6, обычно 5 устьичных рядов. Замыкающие клетки плотно закрытые, узкие с приостренными полярными концами, сильно утолщенные. Побочные клетки по размерам почти такие же, как и замыкающие, узкоэллиптические, с ровными или волнистыми стенками, иногда более кутинизированные, чем основные клетки эпидермы. Редко присутствуют 1—2 венечные клетки. Из-за сильной кутинизации главным образом замыкающих клеток устьиц в целом устьичный комплекс выглядит объемным среди основных клеток эпидермы. Примерные размеры устьичного комплекса (замыкающие и побочные клетки) 17.1—23.0 × 22.2—33.4 мкм, размеры замыкающих клеток 4.0—5.0 × 12.8—12.3 мкм.

Сравнение. Описываемые листья *Nilssoniopteris* резко отличаются от листьев уже известных видов этого рода топографией нижней эпидермы, отсутствием трихомных образований на основных клетках эпидерм, морфологией сильно кутинизированных объемных округлых устьичных комплексов, а также мелкой зубчатостью края, зубцы которого направлены в сторону верхушки листа. От листьев *N. denticulata* Krassil., мелкозубчатых по краю и происходящих из нижнего мела Монголии (Krassilov, 1988), листья *N. denticuligera* отличаются более густым жилкованием и резко отличным строением эпидермы — топографией и морфологией устьичных клеток. Листья *N. crenulatae* P. D. W. Barn. et J. C. Mill. из средней юры Ирана (Barnard, Miller, 1976) характеризуются менее четко выраженной зубчатостью края, часто дихотомирующими жилками и иным строением эпидермы, в частности более широкими и нечеткими устьичными полосами, наличием папилл на побочных клетках устьиц, выраженностью жилкования на верхней эпидерме. Листья *N. pristis* Harris из средней юры Англии (Harris, 1969) в отличие от описываемых имеют иной характер зубчатости, скорее пильчатый, часто дихотомирующие жилки, оканчивающиеся между зубцами края, иное строение эпидермы, все элементы которой значительно кутинизированы, а главное, обычные устьичные комплексы с более мелкими замыкающими и побочными клетками.

Материал. 5 образцов с отпечатками неполных линейных листьев происходят из низов кокалинской свиты, обн. 21, сл. 3, гора Кокала, Горный Мангышлак, верхи ранней юры.

Nilssoniopteris kokalensis Kiritch. sp. nov.

(табл. II, *5—7*; III, *1—3*)

Leaves petiolate with rounded bases, widely rounded apex, entire margins, more 10 cm long, 2—4 cm wide, 6—10 veins per 0.5 cm of leaf length. Ordinary cells of upper epidermis are polygonal with strongly sinuous walls and slightly cutinized. Trichomes absent. Lower epidermis divided into stomatal and non-stomatal bands, stomatal bands are slightly narrower than non-stomatal ones. Ordinary cells are rounded, polygonal with strongly sinuous walls. Hair bases frequent, thickly cutinized. Stomata are irregularly scaterred or oriented transversely to vein direction, 3—5 stomata per width of stomatal band. Subsidiary cells narrowly oval, different in size, with flat thin walls. Guard cells bean-shaped, sunken with sligtly drawn out polar ends, thinly cutinized.

Holotype. VNIGRI, coll. 747, N 2006/43, West Kazakhstan, Mangyshlak, mountain Kokala, the Early Jurassic (Toarcian?), kokalinskaja suite.

Листья черешковые, крупные с закругленным основанием и широко закругленной верхушкой, ровным краем, более 10 см дл., 2—4 см шир. На 0.5 см длины листа приходится 6—10 жилок.

Клетки верхней эпидермы изодиаметрические, стенки клеток синусоидально извилистые, слегка утолщенные на верхушке извилин. Трихомы отсутствуют. На нижней эпидерме безустьичные полосы несколько шире устьичных. Основные клетки округлые, изодиаметрические, с тонкими синусоидально извилистыми стенками. Присутствуют частые сильно кутинизированные основания волосков. На ширину устьичной полосы приходится 3—5 устьиц. Устьица неориентированные или направ-

лены поперек направления жилок. Побочные клетки узкоэллиптические, резко неравновеликие с ровными тонкими стенками. Замыкающие клетки бобовидные, со слегка оттянутыми полярными концами, слабо кутинизированные.

Голотип. ВНИГРИ, колл. 747, № 2066/43, Западный Казахстан, Мангышлак, гора Кокала, конец ранней юры (тоар?), кокалинская свита.

Название вида образовано от топонима — гора Кокала.

Описание. Листья линейные, черешковые, крупные с рельефными на нижней поверхности жилками, постепенно суживаются к закругленному основанию; верхушки листьев усеченно закругленные. Край цельный, ровный. Длина листьев превышает 10 см, ширина 2—4 см. Основной рахис прямой, гладкий, ровный. Жилки четкие, в основном простые или редко один раз дихотомируют близ основания, отходят от рахиса под прямым углом. На 0.5 см длины листа приходится 6—10 жилок.

Пластинка листа довольно кожистая. Верхняя эпидерма сложена изодиаметрическими основными клетками с тенденцией располагаться рядами. Жилкование не выражено. Стенки клеток синусоидально извилистые, извилистость неглубокая, частая, верхушки извилин приостренные и утолщены. Трихомные образования отсутствуют. На нижней эпидерме различаются устьичные и безустьичные полосы, причем последние несколько ýже устьичных. Основные клетки в полосах изодиаметрические, не слагаются в ряды, округлые, с тонкими синусоидально извилистыми стенками. Извилистость неглубокая, но менее частая, чем у клеток верхней эпидермы. Присутствуют, местами довольно часто, крупные сильно кутинизированные основания волосков. Устьица мелкие, на ширину полосы приходится 3—5 устьиц, которые в пределах полосы образуют нечеткие ряды. Устьица закрытые, в основном неориентированные, если ориентированы, то поперек направления жилок. Замыкающие клетки бобовидные, со слегка оттянутыми притупленными полярными концами. Побочные клетки узкоэллиптические, очень редко неравновеликие, с ровными неутолщенными стенками. Венечные клетки редки. Примерные размеры устьичного комплекса (побочные и замыкающие клетки) 18.0—23.0 × 14.7—22.9 мкм; размеры замыкающих клеток 3.9—5.0 × 14.5—17.0 мкм.

Сравнение. Листья *N. latifolium* Kiritch., описанные нами ранее из этих же отложений Мангышлака (Киричкова, 1973), отличаются от листьев *N. kokalensis* более густым жилкованием (на 0.5 см длины листа приходится 14—15 жилок), меньшим количеством устьиц на ширину полосы (2—3, у листьев нового вида 3—5), более крупными открытыми устьицами с мелкими (меньше замыкающих) побочными клетками. Некоторое сходство проявляется с листьями *N. vittata* (Brongn.) Florin из средней юры Англии (Harris, 1969). Но мангышлакские листья отличаются более крупными размерами, а главное, строением эпидермы. У листьев нового вида на верхней эпидерме не выражено жилкование, основные клетки в устьичных и безустьичных полосах изодиаметрические, устьица мелкие, а побочные клетки устьиц не имеют папилл, прикрывающих замыкающие клетки. Листья *N. karataviensis* Orlovs. из средней юры Казахстана (Долуденко, Орловская, 1976) могут быть сравнимы с листьями *N. kokalensis* лишь по топографии нижней эпидермы. Но листья *N. karataviensis* значительно отличаются широким главным стержнем с поперечной морщинистостью, более густым жилкованием и другим строением нижней эпидермы. От листьев *N. ajorpokensis* (T. M. Harris) Florin из нижней юры Гренландии (Harris, 1969) мангышлакские листья отличаются менее густым жилкованием, более широкими устьичными полосами, неутолщенными побочными клетками устьиц, иным характером извилистости стенок верхней эпидермы.

Материал. 12 образцов с отпечатками неполных листьев происходят из Горного Мангышлака, гора Кокала, сл. 8, обр. 1976/37, 1977/37; сл. 26, обр. 2054—2064/43, нижняя половина кокалинской свиты, конец ранней юры.

Nilssoniopteris shairensis Kiritch. sp. nov.
(табл. II, *8*; III, *4—9*)

Leaves linear with entire margins, widely rounded apex, more 5 cm long, 3 cm wide, 5—7 veins per 0.5 cm of leaf length. Upper epidermis shows bands of 3—4 rows of cells corresponding to veins; cells between veins are oval, polygonal. All cells are with smooth or broadly lobed walls. Trichomes absent. Lower epidermis is divided into stomatal and non-stomatal bands. Non-stomatal bands are slightly wider than stomatal ones. Ordinary cells of lower epidermis polygonal, rounded with broadly lobed walls. Trichomes absent. Stomata irregularly oriented, 2—3 stomata per width of stomatal band. Subsidiary cells oval, widely oval, rarely different in size, with flat walls or irregularly cutinized. Guard cells are sunken, cutinized, oval, widely oval with drawn out polar ends.

Holotype. VNIGRI, coll. 747, N 1664/18, West Kazakhstan, near village Shair, the Early Jurassic (Toarcian?), kokalinskaja suite.

Листья лентовидные с ровными цельными краями, с широко закругленной верхушкой, более 5 см дл., до 3 см шир. На 0.5 см длины листа приходится 5—7 жилок. На верхней эпидерме четко различаются широко расставленные из 3—4 квадратных клеток полосы, соответствующие жилкам. Между жилками клетки короткие, изодиаметрические. Все клетки с ровными прямыми или вогнуто-выпуклыми стенками. Трихомы отсутствуют. Безустьичные полосы на нижней эпидерме шире устьичных. Основные клетки изодиаметрические, округлые с тенденцией располагаться рядами в безустьичных полосах. Стенки клеток крупно слегка извилистые. Трихомы отсутствуют. Устьица не ориентированы, на ширину устьичной полосы приходится 2—3 устьица. Побочные клетки часто неравновеликие, эллиптические, широкоэллиптические с гладкими стенками или с шиповатыми утолщениями. Замыкающие клетки утолщенные, эллиптические, широкоэллиптические с сильно оттянутыми приостренными полярными концами.

Голотип. ВНИГРИ, колл. 747, № 1664/18, Западный Казахстан, Мангышлак, пос. Шаир, конец ранней юры, кокалинская свита.

Название вида образовано от топонима — пос. Шаир.

Описание. Листья с ровными цельными краями. Верхушки листьев широко закругленные. Основной рахис гладкий, до 0.3 см шир., от него под прямым углом отходят четкие рельефные, в основном простые жилки, редко дихотоминирующие близ основания. Полная длина листьев неизвестна, но более 5 см, ширина до 3 см. На 0.5 см длины листа приходится 5—7 жилок.

Пластинка листа кожистая. На верхней эпидерме различаются широко расставленные узкие полосы из 3—4 рядов квадратных клеток, соответствующие жилкам. Основные клетки между жилками короткие эллиптические, квадратные, изодиаметрические. Стенки клеток ровные или вогнуто-выпуклые, углы между стенками клеток закругленные. Трихомы отсутствуют. На нижней эпидерме различаются устьичные и безустьичные полосы, причем безустьичные полосы шире устьичных. Основные клетки в устьичной полосе изодиаметрические, продолговатые, многоугольные лишь с тенденцией располагаться рядами. В устьичных полосах основные клетки изодиаметрические, округлые. Стенки всех основных клеток неравноизвилистые, извилистость низкая, широкоскладчатая. Причем извилистость стенок клеток в устьичных полосах менее выражена и больше заметна неравномерность извилистости даже в пределах одной клетки. Трихомы отсутствуют. Устьица не ориентированы, устьичные ряды почти не выражены, количество их на ширину полосы 2—3, в полосе устьица частые, присутствуют смежные устьица. Замыкающие клетки сомкнутые, равномерно утолщенные, эллиптические, широкоэллиптические с узкими оттянутыми приостренными полярными концами. Побочные клетки часто неравновеликие, эллиптические, широкоэллиптические, с прямыми гладкими внешними стенками или с редкими шиповидными утолщениями. Примерные размеры устьичных комплексов (замыкающие и побочные клетки) 28.0—42.2 × 20.3—38.5 мкм, размеры замыкающих клеток 6.4—10.0 × 13.6—27.0 мкм.

Сравнение. Кожистые листья *N. shairensis* с редкими жилками и своеобразным строением эпидермы — основные клетки короткие с прямыми (на верхней эпидерме) или слабо извилистыми (на нижней эпидерме) стенками — резко отличаются от листьев уже известных видов *Nilssoniopteris*. Слабая извилистость основных клеток эпидермы несколько сближает их с листьями *N. jourdyi* (Zell.) Florin из верхнетриасовых отложений Гренландии (Harris, 1932). Однако листья гренландского вида характеризуются очень густыми (до 25 на 0.5 см длины листа) дихотомирующими жилками, наличием папилл на основных клетках эпидермы, направленной ориентацией устьиц. Листья *N. stenophylla* Dolud. из верхнеюрских отложений Грузии (Долуденко, Сванидзе, 1969) более мелкие, чем описываемые, с острой оттянутой верхушкой и в отличие от последних имеют очень широкие безустьичные полосы и узкие с 1—2 рядами устьиц устьичные полосы, направленно ориентированные устьица и многочисленные основания волосков.

Материал. 3 неполных отпечатка линейных листьев происходят из Горного Мангышлака, пос. Шаир, сл. 1, обр. 1664/18, нижняя половина кокалинской свиты, верхи ранней юры.

Nilssoniopteris zinae Kiritch. sp. nov.

(табл. IV, *1—3*)

Leaves narrow and widely linear, with entire margins, rounded apex, recurved base, more than 8 cm long, 0.7—2.5 cm wide, 11—14 veins per 0.5 cm of leaf length. Ordinary cells along veins of upper epidermis are arranged into bands by 3—4 rows of cells; cells between veins polygonal, irregularly arranged, with strongly sinuous walls. Trichomes absent. Lower epidermis is divided into stomatal and non-stomatal bands. Stomatal bands 5—6 times wider than non-stomatal ones. Hair bases rounded, thickly cutinized. Ordinary cells of lower epidermis are thin, polygonal with strongly sinuous walls. Stomata irregularly oriented, 6—8 stomata per width of stomatal band. Subsidiary cells oval, with thin irregularly sinuous walls. Guard cells cutinized, sunken, bean-shaped with slightly drawn out polar ends.

Holotype. VNIGRI, coll. 747, N 1696/19, West Kazakhstan, Mangyshlak, near village Shair, the Early Jurassic (Toarcian), kokalinskaja suite.

Листья узко- и широколинейные, постепенно суживающиеся к основанию, ровные по краю, с закругленной верхушкой, более 8 см дл. и 0.7—2.5 см шир. На 0.5 см длины листа приходится 11—14 жилок. Основные клетки над жилками на верхней эпидерме 4-угольные, составляют широко расставленные полосы из 3—4 клеток. Между жилками клетки изодиаметрические. Стенки клеток синусоидально извилистые. Трихомы отсутствуют. На нижней эпидерме различаются широкие устьичные и в 5—6 раз (3—4 ряда клеток) более узкие безустьичные полосы. Присутствуют округлые сильно кутинизированные основания волосков. Основные клетки нижней эпидермы изодиаметрические. Стенки клеток тонкие, синусоидально извилистые. Устьица в полосах не ориентированы, на ширину полосы приходится 6—8 устьиц. Побочные клетки эллиптические, с тонкими неравномерно синусоидально извилистыми стенками. Замыкающие клетки утолщенные, бобовидные со слегка оттянутыми полярными концами.

Голотип. ВНИГРИ, колл. 747, № 1696/19, Западный Казахстан, Мангышлак, пос. Шаир, конец ранней юры (тоар), кокалинская свита.

Вид назван в честь геолога Зинаиды Ефимовны Барановой.

Описание. Листья от узко- до широколинейных, постепенно суживающиеся к основанию, цельные, ровные по краю, с закругленной верхушкой. Длина листьев превышает 8 см, ширина 0.7—2.5 см. Основной рахис прямой, гладкий, до 0.2 см шир. Частые ровные боковые жилки отходят от рахиса под прямым углом, простые или редко дихотомирующие близ основания. На 0.5 см длины листа приходится 11—14 жилок.

Пластинка листа очень тонкая. На верхней эпидерме различаются широко расставленные полосы из 3—4 рядов 4-угольных слегка удлиненных клеток, соответствующие жилкам. Между жилками клетки изодиаметрические, короткие, 4-угольные. Стенки клеток синусоидально извилистые. Извилистость мелкая, верхушки каждой извилины, особенно у клеток над жилками, слегка кутинизированы. Трихомные образования отсутствуют. На нижней эпидерме четко различаются очень широкие устьичные полосы и узкие безустьичные. Последние сложены из 3—4 рядов удлиненных 4-угольных клеток. К безустьичным полосам приурочены округлые сильно кутинизированные основания волосков. Устьичные полосы в 5—6 раз шире безустьичных. Основные клетки в устьичных полосах изодиаметрические и не образуют рядов, имеют тонкие синусоидально извилистые стенки, извилистость мелкая. На ширину устьичной полосы приходится 5—8 устьиц. Устьица мелкие, в полосах расположены беспорядочно, не ориентированы. Замыкающие клетки устьиц утолщенные, бобовидные, со слегка оттянутыми приостренными полярными концами, обычно сомкнуты или оставляют узкую щель. Побочные клетки эллиптические, равновеликие, с неравномерно синусоидально извилистыми неутолщенными стенками. Венечные клетки отсутствуют. Примерные размеры устьичного комплекса (замыкающие и побочные клетки) 15.2—19.3 × 25.3—35.6 мкм, размеры замыкающих клеток 4.2—4.8 × 7.4—9.7 мкм.

Сравнение. По морфологии устьичного комплекса листья *N. zinae* лишь отдаленно могут быть сравнимы с листьями *N. vulgaris* Dolud., известными из верхнеюрских отложений Грузии (Долуденко, Сванидзе, 1969). Однако основные клетки нижней эпидермы листьев у грузинского вида имеют трихомы в виде папилл, устьичные и безустьичные полосы, почти равные по ширине, а на ширину устьичной полосы приходятся всего 3 устьица. Широкие устьичные полосы, на ширину которых приходятся до 8 очень мелких устьиц, отсутствие трихом на основных клетках нижней эпидермы у описываемых листьев значительно отличает их и от листьев других видов рода *Nilssoniopteris*.

Материал. 9 образцов с отпечатками неполных листьев происходят из Горного Мангышлака, пос. Шаир, сл. 1, обр. 1692—96, 1718—22/19; гора Кокала, сл. 7, обр. 1312, 1313/1027, нижняя половина кокалинской свиты, конец ранней юры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская Н. Д., Иминов Я. Х., Лосева Н. М., Могучева Н. К. Новые мезозойские гимноспермы Средней Азии и Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М., 1972. С. 319—324.

Гомолицкий Н. П. Новые юрские цикадофиты из Ангрена (Узбекская ССР) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1199—1203.

Долуденко М. П., Орловская Э. Р. Юрская флора Каратау. М., 1976. 260 с.

Долуденко М. П., Сванидзе Ц. И. Позднеюрская флора Грузии. М., 1969. 116 с.

Киричкова А. И. Новые виды беннеттитовых из нижнеюрских отложений Мангышлака // Новые виды ископаемых растений и беспозвоночных. Л., 1973. С. 10—12.

Киричкова А. И. Цикадовые и беннеттитовые в юрской и раннемеловой флоре Ленского бассейна // Тр. Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1984. Т. 27. С. 172—189.

Киричкова А. И. Фитостратиграфия и флора юрских и нижнемеловых отложений Ленского бассейна. Л., 1985. 223 с.

Киричкова А. И., Тимошина Н. А., Меньшикова Н. Я. Фитостратиграфия юрских отложений Мангышлака // Сов. геология. 1989. № 11. С. 73—82.

Красилов В. А. Раннемеловая флора Южного Приморья. М., 1967. 363 с.

Самылина В. А. Мезозойская флора нижнего течения р. Алдан // Палеоботаника. Л., 1963. Вып. 4. С. 57—139.

Самылина В. А. Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угленосный бассейн). Ч. I. Хвощовые, папоротники, цикадовые, беннеттитовые // Палеоботаника. Л., 1964. Вып. 5. С. 39—79.

Самылина В. А., Киричкова А. И. Признаки эпидермы чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 95—101.

Самылина В. А., Киричкова А. И. Род *Czekanowskia*. Систематика, история, распространение, значение для стратиграфии. Л., 1991. 144 с.
Barnard P. D. W., Miller J. C. Flora of the Schemshak Formation (Iran). Pt 3 // Palaeontographica. 1976. Bd 155. Lfg. 1—4. P. 31—117.
Brongniart A. Historie des végétaux fossiles ou recherches botaniques et geologiques aur les végétaux renfermes dans les diverses couches du globe. Paris, 1831. Vol. I. 488 p.
Florin R. Uber *Nilssoniopteris glandulosa* n. sp. eine *Bennettitaceae* aus der Juraformation Bornholms // Arkiv för Bot. 1933. T. 25A. N 20. P. 1—19.
Gomolitzky N. P. (879) Proposal to conserve *Nilssoniopteris* against *Taeniozamites* (Fossiles) // Taxon. 1987. Vol. 36. N 3. P. 647—658.
Harris T. M. The Rhaetic flora of Scoresby Sound / Medd. Grönland. 1926. Vol. 68. P. 45—148.
Harris T. M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 3. *Caytoniales* and *Bennettitales* // Medd. Grönland. 1932. Vol. 85. N 5. P. 128.
Harris T. M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 5. Stratigraphic relations of the plant beds // Medd. Grönland, 1937. Vol. 112. N 2. P. 19.
Harris T. M. The Jorshire Jurassic flora. Pt 3. *Bennettitales*. London, 1969. 186 p.
Krassilov V. A. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica. 1988. Abt. B. Bd 181. Lfg. 1—3. P. 1—77.
Manum S. B., Bose M. N., Os Vigran J. The Jurassic flora of Andøya, nothern Norway // Rev. Palaeobotany and Palynology. 1991. N 68. P. 233—256.
Nathorst A. G. Berätelse afgifen till Vetenskaps-Akademien, om en med understod af allmäna medel utford vetenskaplig resa till England Öfvers // Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1880. Bd 37. N 5. S. 23—84.
Nathorst A. G. Über die Gattung *Nilssonia* Brongn. // Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1909. Bd 43. N 12. S. 1—40.
Thomas H. H., Bancroft N. On the cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds // Trans. Linnean Soc. London, 1913. Ser. 8. N 5. P. 155—204.
Watson J., Sincock C. A. *Bennettitales* of the English Wealdian. London, 1992. 228 p.

Всероссийский нефтяной
научно-исследовательский
геологоразведочный институт
Санкт-Петербург

Получено 26 I 2000

УДК 582.951.4 (479)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 6

© Л. И. Иванина, Т. Н. Попова

ОБЗОР СЕМЕЙСТВА *SOLANACEAE* ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

L. I. IVANINA, T. N. POPOVA. SURVEY OF THE FAMILY *SOLANACEAE* IN CAUCASIAN FLORA

Представлен конспект дикорастущих и натурализовавшихся на Кавказе видов 10 родов сем. *Solanaceae*: *Atropa, Datura, Hyoscyamus, Lycium, Nicandra, Physalis, Physochlaina, Salpichroa, Scopolia* и *Solanum* — с указанием основных синонимов, типов и географического распространения; дан ключ для определения родов семейства и ключи для определения видов; включены латинские описания 3 рядов.
Ключевые слова: *Solanaceae*, флора, Кавказ.

Сем. *Solanaceae* Juss. (около 100 родов и 2900 видов, распространенных по всему земному шару, кроме Арктики, но преимущественно в тропиках и субтропиках западного полушария) на Кавказе представлено 10 родами и 25 видами. Кроме нижеприведенных дикорастущих видов в культуре на Кавказе возделываются различные сорта таких растений, как картофель (*Solanum tuberosum* L.), баклажан (*S. melongena* L.), помидор (*Lycopersicum esculentum* Mill.), стручковый перец (*Capsicum annum* L.) и табак (*Nicotiana tabacum* L., *N. rustica* L.).

Первоначально семейство было разделено Jussieu (1789) на 3 группы на основании строения плодов: 1) плод коробочка, 2) плод ягода, 3) смешанные формы плодов.

Характеристики всех родов и видов в прошлом веке были систематизированы M. Dunal (1852), к концу XIX в. обзор семейства дал R. Wettstein (1895). В последние годы система сем. *Solanaceae* пересмотрена W. D'Arcy (1972, 1979, 1991); новое подсем. *Atropoideae* было выделено P. Tetenyi (1987) на основе изучения алкалоидов и стероидов его представителей. A. Hoare и S. Knapp (1997) в конспекте трибы *Hyoscyameae* использовали оригинальные палинологические данные.

В данном конспекте порядок родов семейства дан по системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997 : 437). Расположение кавказских видов представлено согласно обработке, принятой во «Флоре СССР» (Пояркова, 1955; Семенова, 1955а, б). Указание на распространение пасленовых на Кавказе приведено в основном по материалам Кавказского гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург, LE) и Института ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии (Тбилиси, TBI), а также по литературным источникам.

Распространение дикорастущих (включая натурализовавшихся) видов дано по районам, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Кустарник до 2 м выс., большей частью с многочисленными пазушными колючками. Венчик трубчато-воронковидный . . . . 9. *Lycium*.
+ Травы или полукустарники (редко кустарники) с лазящими или стелющимися, редко с прямыми побегами . . 2.
2. Плод — сочная или реже сухая кожистая ягода . . . . 3.
+ Плод — коробочка, раскрывающаяся кольцевым разрывом (крышечкой) или створками . . . . 7.
3. Чашечка при плодах не увеличивается, а если заметно увеличивается, то не охватывает ягоды . . . 4.
+ Чашечка при плодах сильно разрастается и охватывает зрелую ягоду целиком или частично . . . . . 6.
4. Венчик колесовидный или колокольчатый . . . . 5.
+ Венчик трубчатый. Цветки одиночные . . . . 8. *Salpichroa*.
5. Венчик колесовидный. Цветки в завитках или в щитковидных или зонтиковидных соцветиях, реже 2—3 в полузонтиках . . . . 2. *Solanum*.
+ Венчик колокольчатый. Цветки одиночные . . . . 4. *Atropa*.
6. Чашечка колокольчатая, при плодах сильно увеличенная, пузыревидно вздутая. Венчик желтый или беловатый . . . . 1. *Physalis*.
+ Чашечка глубоко 5-раздельная, при плодах разрастающаяся, но не вздутая. Венчик голубой . . . . 10. *Nicandra*.
7 (2). Коробочка (заключенная в увеличенную чашечку) вскрывается кольцевым разрывом (выпуклой крышечкой) . . . . 8.
+ Коробочка вскрывается 4 створками, шиповатая. Цветки одиночные в развилинах стебля. Венчик крупный, 6—12 см дл., трубчато-воронковидный . . . . 7. *Datura*.
8. Соцветие кистеобразное, колосовидное или шаровидно-головчатое . . . . 9.
+ Цветки одиночные, супротивные листьям или расположены в пазухах одного из них . . . . 3. *Scopolia*.
9. Соцветие олиственное, кистеобразное или колосовидное. Чашечка при плодах твердеющая с резко выдающимися жилками . . . . 6. *Hyoscyamus*.
+ Соцветие безлистное. Цветки в зонтиковидном верхушечном щитке. Чашечка при плодах разрастающаяся, часто вздутая . . . . 5. *Physochlaina*.

Tribus 1. *Solaneae*

1. *Physalis* L.

1753, Sp. Pl. : 182, id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 85.
Лектотип (Britton, Brown, 1913 : 156): *P. alkekengi* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Чашечка при плодах и плод оранжево-красные; венчик беловатый, колесовидный. Ягода шаровидная . . . . 1. *P. alkekengi*.
+ Чашечка при плодах блестяще-зеленая или буроватая; венчик желтый, с фиолетовыми пятнами в зеве, коротковоронковидный . . . . 2.
2. Растения голые (на молодых частях коротковолосистые); венчик 15—30 мм в диам. Ягода 1.5—2.0 (4.5) см в диам., клейкая, зеленая или желтоватая либо фиолетовая . . . . 2. *P. ixocarpa*.

+ Растения более или менее опушенные; венчик 1.5—2.0 см в диам. Ягода не клейкая, меньше чашечки, 1.0—2.0 см в диам. . . . . 3.

3. Однолетнее ветвистое растение с яйцевидными коротко заостренными листьями. Ягода желтая или зеленоватая, 1.0—2.0 см в диам., заключенная в пушистую, колокольчатую чашечку, 2—3 см в диам., с 5 крыловидными ребрами . . . . 4. *P. pubescens*.

+ Многолетнее растение с мало разветвленными стеблями и яйцевидными длинно заостренными серыми (от густого опушения) листьями. Плодущая чашечка 3.5—4.5 см дл., почти шаровидная, волосистая . . . . 3. *P. peruviana*.

Sect. 1. *Physalis*, — Sect. *Eurystorhiza* G. Don fil. 1838, Gen. hist. 4 : 448. — Sect. *Megista* (Fourr.) Rydb. 1896, Mem. Torr. Bot. Club, 4, 5 : 322; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22 : 63.

Тип: лектотип рода.

1. *P. alkekengi* L. 1753, Sp. Pl. : 183; Boiss. 1875, Fl. Or. 4 : 287; Hawkes, 1972, Fl. Europ. 3 : 196.

Описан из Италии.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Занг.; Т.

Указан для ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Кубин.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЦЗ: Лори.; ВЗ: Иорск.-Шек., Кknown.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Кутателадзе, 1967 : 442, карта 500); ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1987 : 179).

Центр., Южн., Юго-Вост. (Италия, Балканы), Вост. (юг) Европа; Юго-Зап. и Ср. Азия; Северная Америка — заносное, одичалое.

Культивируется как декоративное растение, натурализован во многих странах.

Sect. 2. *Speiteiorhiza* G. Don fil. 1838, Gen. hist. 4 : 470. — Sect. *Euphysalis* Rydb. 1896, Mem. Torr. Bot. Club, 4, 5 : 319; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22 : 68.

Лектотип (Иванина, h. l.): *P. ixocarpa* Brot. ex Hornem.

2. *P. ixocarpa* Brot. ex Hornem. 1819, Hort. Hafn. Suppl. : 26; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22 : 68; Hawkes, 1972, Fl. Europ. 3 : 196.

Описан по культурным экземплярам неизвестного происхождения.

ЗП: Аз.-Куб.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для Т (Кутателадзе, 1967 : 443). Адвентивный однолетник.

Центр. Америка.

Культивируется и местами дичает: Европа; Юго-Зап., Ср. Азия; Сев. Америка.

3. *P. peruviana* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2 : 1670; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавказа : 297; Кут. 1967, Фл. Груз. изд. 2, 7 : 443; Hawkes, 1972, Fl. Europ. 3 : 196; Поярк. 1981, Фл. евр. ч. СССР, 5 : 191.

Описан из Перу.

ЗЗ: Адж.

Указан для ЗЗ: Абх. (Колаковский, 1986 : 9).

Распространен почти во всех странах с теплоумеренным и тропическим климатом. Адвентивный многолетник. Легко дичает и встречается как сорняк.

4. *P. pubescens* L. 1753, Sp. Pl. : 183; П. Медв. 1958, Культ. фл. : 502; Hawkes, 1972, Fl. Eur. 3 : 196; Поярк. 1981, Фл. евр. ч. СССР, 5 : 191.

Описан, по-видимому, из Америки («In India utraque»).

ЗЗ: Адж. (заносное).

Адвентивный однолетник.

Северная Америка (юг), Южная Америка. Распространен в культуре и местами встречается как заносный сорняк во всех странах с тропическим, субтропическим и теплоумеренным климатом.

Кроме вышеприведенных адвентивных видов для Кавказа приводится еще *P. angulata* L. 1753, Sp. Pl. : 183. Указан для ЗЗ: Адж.; Т (Кутателадзе, 1967 : 442) как

однолетний сорняк на чайных плантациях и сорных местах. Однако А. А. Дмитриева (1990 : 209) пишет, что *P. angulata* в Аджарии отмечен не был; А. А. Колаковский (1986 : 9) замечает, что вид ранее был ошибочно указан для Абхазии (Колаковский, 1949); гербарных сборов из Азербайджана (Талыш) мы не видели. Во «Флоре Азербайджана» (Агаджанов, 1957 : 402) распространение этого вида не подтверждается.

2. *Solanum* L.

1753, Sp. Pl. : 184; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 85.
Лектотип: (Britton, Brown, 1913 : 164): *S. nigrum* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Растения без шипов; опушение из простых или железистых волосков. Венчик 0.6—2.2 см в диам. . . . . . 2.
\+ Растения сильно колючие от игольчатых шипов или с мелким звездчатым опушением. Венчик 2—4 см в диам. . . . . . 11.
2. Полукустарники или кустарники. Венчик 1.2—2.2 см в диам., фиолетовый, лиловый, редко белый . . . . 3.
\+ Травянистые однолетние растения. Венчик 0.6—1.0 (1.5) см в диам., белый . . . . . 7.
3. Кустарник, покрытый мелким звездчатым опушением. Венчик белый . . . . . 4. *S. capsicastrum*.
\+ Полукустарники с иным опушением. Венчик фиолетовый или лиловый . . . . . 4.
4. Стебли короткие, 10—25 см дл. Соцветие из 1—3 цветков. Ягода черноватая . . . . 1. *S. kieseritzkii*.
\+ Стебли более 30 см дл. Соцветие из 10—80 цветков. Ягода красная . . . . . 5.
5. Листья (обычно верхние и средние) большей частью при основании с 2 ушковидными долями. Венчик сиреневый. Ягода эллипсовидная, тупая . . . . . 2. *S. dulcamara*.
\+ Листья все цельные (очень редко в нижней части стебля с 2 ушковидными долями). Венчик ярко-фиолетовый. Ягода округлая . . . . . 3. *S. persicum*. . . . 6.
6. Листья сверху зеленые (реже сероватые от опушения), снизу сероватые или желтоватые от бархатистого опушения или рассеянно опушенные; от ланцетовидных, большей частью постепенно суживающихся к верхушке, до яйцевидно-ланцетных . . . . . 3a. *S. persicum* subsp. *persicum*.
\+ Листья сверху ярко зеленые, снизу более светлые и негусто мелко пушистые или рассеянно волосистые; яйцевидные или яйцевидно-продолговатые, большей частью сравнительно коротко суживающиеся к верхушке, иногда оттянутые в длинное остроконечие, с сердцевидным или усеченным основанием . . . . . 3b. *S. persicum* subsp. *pseudopersicum*.
7. Ветви и черешки листьев густо опушены отстоящими длинными мягкими волосками. Ягоды от светло-желтых до шафраново-желтых, шаровидно-обратнояйцевидные. Растение с неприятным запахом . . . . . 8. *S. villosum*.
\+ Ветви и черешки листьев голые или опушены простыми короткими волосками, с примесью более длинных щетинистых. Ягоды черные, красновато-бурые или желтые . . . . . 8.
8. Ягоды черные (редко зеленые). Цветоносы при плодах длиннее цветоножек . . . . . 5. *S. nigrum*.
\+ Ягоды светло-красные, красно-бурые или желтые. Цветоносы при плодах короче или равны цветоножкам . . . . . 9.
9. Соцветия зонтиковидные, 2—4-цветковые. Цветоносы 5—10 (12) мм дл., короче или равны цветоножкам. Ягоды светло-оранжевые или киноварно-красные . . . . . 10.
\+ Соцветия зонтиковидные, 4—8-цветковые. Цветоносы 8—28 мм дл., все или большинство заметно длиннее цветоножек. Ягоды желтые или красно-бурые . . . . . 6. *S. transcaucasicum*.
10. Листья зеленые, крупно выемчато-зубчатые, довольно густо опушены, яйцевидные, большей частью с округлым основанием; черешки крылатые. Ягоды мелкие (6—8 мм дл.), киноварно-красные . . . . . 7. *S. alatum*.
\+ Листья желтовато-зеленые, цельнокрайные или у основания с 1—2 зубцами, с округлым или округло-клиновидным основанием . . . . . 8. *S. woronowii*.
11. Кустарники с мелким звездчатым опушением ветвей . . . . . 4. *S. capsicastrum*.
\+ Травы и кустарники с ветвями (и большей частью листьями), покрытыми прямыми колючками . . 12.
12. Листья дважды перистораздельные. Кустарники с круглыми колючими ветвями . . . . 11. *S. tectum*.
\+ Листья перистораздельные или цельные. Одно- или многолетние травы . . . . . 13.
13. Листья цельные, редко зубчатые. Плоды 2 × 2 см . . . . . 13. *S. aculeatissimum*.
\+ Листья перистораздельные или с 2—4 парами неравных лопастей. Плоды до 2 см дл. . . . . . 14.
14. Венчик желтый. Листья глубоко перистораздельные, звездчато-пушистые; стебли и листья покрыты прямыми желтыми колючками. Один из пыльников длиннее остальных . . . . . 12. *S. cornutum*.
\+ Венчик белый или голубой, фиолетовый или сиреневый. Все пыльники одинаковой длины . . . . . 15.
15. Растение липкое от секрета железистых волосков и усажено крепкими шипами. Ягода оранжево-красная . . . . . 10. *S. sisymbrifolium*.

+ Растение не липкое, по черешку и главной жилке с тонкими колючими шипами. Ягода желтоватая . . .
. . . . 14. *S. carolinense.*

Subgen. 1. *Solanum*

Sect. 1. *Dulcamara* (Moench) Dumort. 1827, Fl. Belg. 39. — Gen. *Dulcamara* Moench, 1794, Meth.: 514. — Sect. *Dulcamara* (Dun.) Bitt. 1917, Bot. Jahrb. 54: 428; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22: 10, nom. illegit. superfl.
Тип: *S. dulcamara* L. (= *Dulcamara flexuosa* Moench).

Ser. 1. Kieseritzkianae Pojark. ex Ivanina ser. nov.; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22: 10, descr. ross.
Cincinnus 1—2 (3)-florus pedunculo brevi. Antherae conniventes. Bacca atro-rubra. Suffrutex 10—20 cm altus. Folia lanceolata, integra.
Typus: *S. kieseritzkii* C. A. Mey.
Цветки по 1—2 (3) в завитке с коротким цветоносом. Пыльники сближенные. Ягода темно-красная. Полукустарник 10—20 см выс. Листья ланцетные, цельные.
Тип: *S. kieseritzkii* C. A. Mey.

1. *S. kieseritzkii* C. A. Mey. 1831, Verz. Pflanz. Cauc.: 113; Boiss. 1879, Fl. or. 4: 285; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 335; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22: 10; Кут. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7: 446; Schonbeck-Temesy, 1972, in Rech. Fl. Iran. 100: 13.
Описан из Талыша. Тип: «In montibus sylvaticis circa aquas calidas prope Lencoran, locis umbrosis subhumidus, d. 23 Mayi 1830, [C. A. Mey.], n 107», cum isotypo (LE!).
Т.
Юго-Зап. Азия (Ирак, сев. Иран).

Ser. 2. Dulcamara (Moench) Pojark. ex Ivanina, comb. nov.; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22: 12, pro cycl., descr. ross. — *Dulcamara* Moench, 1794, Meth. Pl.: 514.
Тип: *S. dulcamara* L.

2. *S. dulcamara* L. 1753, Sp. Pl.: 185; Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3: 187; Boiss. 1875, Fl. or. 4: 285, p. p.; Шмальг. 1897, Фл. Южн. Росс., Крыма, Сев. Кавк. 2: 250, p. max. p.; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 355; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22: 12; Кут. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7: 447; A. Baytop, 1979, Fl. Turk. 6: 168, excl. syn. *S. pseudopersicum* Pojark.; Авет. 1987, Фл. Арм.: 183, p. p. excl. syn. *S. persicum* Willd. et *S. pseudopersicum* Pojark.
Описан из Европы («in Europae sepibus humentibus»).
ЗП: Аз.-Куб. (Тамань — заносн.; ст. Брюховецкая — заносн.); ЗЗ: Адж. (заносн.); Т (Лерик — заносн.).
Указан для ЗП; ЗК; СЗЗ (Гроссг. 1932: 355) — «Ставр. Куб. Чрн.»; СЗЗ: Анап.-Гел. (Кутателадзе, 1967: 447, карта 502); ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг. (Аветисян, 1987: 183).
Умеренная Евразия; Сев. Африка, нередко сорное. В Северной Америке натурализовался.

Примечание. В Закавказье этот вид встречается как сорное растение. Указания этого вида для ЦЗ, ВЗ и ЮЗ (Аветисян, 1987) большей частью относятся к *S. persicum* subsp. *pseudopersicum* (Pojark.) Schonbeck-Temesy.

3. *S. persicum* Willd. ex Schult. et Schult. f. 1819, in Roem. et Schult., Syst. Veg. 4: 662.
Описан из Ирана («Persia»).

3a. *S. persicum* subsp. *persicum*: Schonbeck-Temesy, 1972, in Rech. f., Fl. Iran, 100: 14. — *S. dulcamara* var. *indivisum* Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 285, p. p. — *S. dulcamara* var. *persicum* (Willd. ex Schult. et Schult. f.) O. Kutze. 1887, Тр. Петерб. бот. сада 10, 1: 222. — *S. dulcamara* var. *indivisum* Boiss. subvar. *villosissimum* (Desv.) Bornm. 1915, Beih. Bot. Centralbl. 33, 2: 305. — *S. persicum* Willd. ex Schult. et Schult. f. var. *assimile* Friv. ex Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3: 355. — *S. dulcamara* auct. non L.: Авет. 1987, Фл. Арм. 8: 182, p. p.

ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел. (сорн. ?); ЗЗ: Туап.-Адл. (сорн.), Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Дар.; Т.

Вост. Европа (юго-вост.); Юго-Зап. (Ирак, Иран) и Ср. (Копетдаг) Азия.

Ш. И. Кутателадзе (1967 : 447) признает наряду с *S. persicum* в качестве самостоятельного вида *S. pseudopersicum*, однако карта местонахождений этого вида отсутствует, а на карте 505 (*S. persicum*) фактически нанесены точки нахождения обоих видов.

3b. *S. persicum* subsp. *pseudopersicum* (Pojark.) Schonbeck-Temesy, 1972, in Rech. f. Fl. Iran. 100 : 14. — *S. pseudopersicum* Pojark. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 7 : 328. — *S. persicum* auct. cauc., non Willd. ex Schult. et Schult. f.: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 355, p. p.; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. : 332, p. p. — *S. dulcamara* var. *indivisum* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 285, p. p. — *S. dulcamara* auct. non L. : A. Baytop, 1979, Fl. Turk. 6 : 441; Авет. 1987, Фл. Арм. 8 : 182, p. p.

Описан из Центрального Кавказа, окр. Пятигорска. Тип: «Plantae caucasicae. Пятигорск. Машук. 1896 VII 3 (calend. julian). D. Litwinow» (LE).

ЗП; ВП; ВК: Ассо-Арг., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, сев.-зап. Иран).

S. persicum subsp. *persicum*, как и subsp. *pseudopersicum*, сильно варьирует по форме, величине и опушенности растения. В аридных котловинах в бассейне р. Теберда (ЗК: В. Куб.) на высоте 1400 м над ур. м. были собраны *S. pseudopersicum* (по форме крупного яйцевидного листа) с бархатистым густым опушением (как у *S. persicum* Willd.), а также в пределах ареала subsp. *pseudopersicum* около ст. Казбек и вблизи сел. Актопрак (Чегемский р-н) был встречен густо седоватоопушенный кустарник *S. persicum*.

Sect. 2. *Micranthes* (Dun.) Bitt. ex Marzel, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 5, 4 : 2584. — Subsect. *Micranthes* Dun. 1852, in DC. Prodr. 13, 1 : 95.
Тип: *S. micranthum* Roem. et Schult.

4. *S. capsicastrum* Link ex Schauer, 1833, in Otto et Dietr., All. Gartenz. 1 : 228; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 4 : 354; Кут. 1967, Фл. Кавк., изд. 2 : 447; Колак. 1986. Фл. Абх., изд. 2, 4 : 11.

Описан из Бразилии.

ЗЗ: Абх. (Сухуми), Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (ст. Чибати).

Южная Америка. Адвентивный вид; в Европе культивируется, иногда дичает.

Sect. 3. *Solanum*. — Sect. *Morella* (Dun.) Bitt. 1912, Feddes Repert. 10 : 531. — Subsect. *Morella* Dun. 1852, in DC. Prodr. 13, 1 : 28, 68.
Тип: лектотип рода.

Ser. 1. *Solanum*

5. *S. nigrum* L. 1753, Sp. Pl. : 186, quoad var. *vulgare* L. — *S. nigrum* subsp. *nigrum* Hawkes a. Edmonds, 1972, Fl. Europ. 3 : 197. — *S. nigrum* var. *chlorocarpum* auct. non Spenn. : Шмальг. 1897, Фл. Ср. Южн. Росс. 2 : 248. — *S. schultesii* Opiz, 1843, in Bercht. u. Opiz. Oekonom.-Techn. Fl. Boehm. 3, 2 : 24; Поярк. 1981, Фл. евр. ч. СССР, 5 : 186. — *S. decipiens* Opiz, 1843, l. c. : 24; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22 : 27; Кут. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7 : 445. — *S. nigrum* L. subsp. *schultesii* (Opiz) Wessely, 1960, Fedd. Repert. 63 : 311; Hawkes a. Edmonds, 1972, l. c. : 197.

Классическое местообитание не указано.

ЗП; ВП: Тер.-Сул.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1932 : 356; Кутателадзе, 1967 : 443, карта 501); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 66).

Европа; Средиз.; Азия; Северная Америка (заносное, местами натурализовался).

Данный вид значительно варьирует как по форме края листа (от неравномерно выемчато-зубчатых до почти цельнокрайных), так и по характеру опушения: от редко опушенных простыми волосками до более или менее опушенных щетинистыми и иногда железистыми волосками (в Армении; Аветисян, 1987 : 181). Растения, опушенные короткими железистыми волосками, выделяют в особый вид *S. schultesii*. На Кавказе преобладают растения с выемчато-зубчатыми листьями. Однако этот признак большей частью не коррелирует с характером опушения.

Ser. 2. *Transcaucasica* Pojark. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17:332.
Т и п: *S. transcaucasicum* Pojark.

6. *S. transcaucasicum* Pojark. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17:332. — *S. nigrum* var. *flavum* Hohen. 1838, Bull. Soc. Nat. Mosc. 11, 3:36, non *S. flavum* Kit. et Schult. — *S. flavum* auct. non Kit. et Schult.: Hohen. 1833, Bull. Soc. Nat. Mosc. 6:220. — *S. nigrum* var. *xanthocarpum* auct., non Koenen: Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3:356.

Описан из Талыша. Т и п: «Transcaucasia, Talysh, prope pag. Tatuni, fl. et fr., F. Hohenacker» (LE).

ВК: Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (Иран).

Ser. 3. *Alata* Pojark. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17:336.
Т и п: *S. alatum* Moench.

7. *S. alatum* Moench, 1794, Meth. Pl.: 474; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22:33. — *S. miniatum* Bernh. ex Willd. 1809, Enum. Pl. Horti Berol. 1:236. — *S. puniceum* C. C. Gmel. 1826, Fl. Bad. 4:176, nom. superfl. — *S. nigrum* subsp. *luteum* Hawkes a. Edmonds, 1972, Fl. Europ. 3:117. — *S. luteum* subsp. *alatum* (Moench) Dostal, 1949, Kvetena CSR: 1270. — *S. villosum* subsp. *alatum* (Moench) Edmonds, 1984, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 89:166.

Описан по экземпляру неизвестного происхождения, культивировавшемуся в Марбургском ботаническом саду.

ВЗ: Ширв. (Мардакяны); ЮЗ: Ерев., Занг. (окр. Гориса).

Вся Европа (кроме севера). Заносный сорняк.

Ser. 4. Lutea Pojark. ex Ivanina ser. nov.; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22:36, descr. ross.

Bacca lutea. Indumentum e pilis simplicibus glandulosisque patentibus formatum. Caules cylindrici, costis indistinctis. Plantae odore ingrato.

Т y p u s: *S. villosum* Mill. (= *S. luteum* Mill.)

Ягода желтая. Опушение из простых и железистых оттопыренных волосков. Стебли цилиндрические, без заметных ребер. Растение с неприятным запахом.

Т и п: *S. villosum* Mill. (= *S. luteum* Mill.)

8. *S. villosum* Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8: n 2. — *S. nigrum* var. *villosum* L. 1753, Sp. Pl.: 186. — *S. luteum* Mill. 1768, l. c.: n 3; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22:36. — *S. villosum* Mill. subsp. *villosum*: Edmonds, 1979, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 78:214.

Описан по культивировавшемуся образцу без указания на местопроизрастания.

ВП: Тер.-Сул.; ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Н. Кур., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП; ЗЗ: Туап.-Адл.; ВЗ: Н. Кур., Караб. (Кутателадзе, 1967:446, карт. 502, sub *S. luteum*); ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб. (Галушко, 1980:66).

Европа (кроме сев.); Средиз.; Юго-Зап. Ср. Азия.

Сорное и рудеральное.

9. *S. woronowii* Pojark. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17:337. — *S. nigrum* subsp. *puniceum* Edmonds, 1972. Fl. Europ. 3:117. — *S. villosum* subsp. *miniatum* (Bernh. ex Willd.) Edmonds, 1984, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 89:166. — *S. villosum* var. *alatum* auct. non Moench: Гроссгейм, 1932, Фл. Кавк. 3:356, excl. syn.

Описан из Абхазии. Т и п: «Абхазия, Гагры. На склоне близ дороги. 30 X 1954; № 6 [пл. грязновато-оранжевые]. А. Пояркова» (LE).

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.

Юго-Зап. Азия (Турция: Лазистан).

A. Baytop (1978:440) отмечал, что нахождение этого вида в Турции нуждается в подтверждении. В гербарии БИН РАН (LE!) удалось обнаружить экземпляры, собранные в Турции: «Турция, Лазистан, между с. Сарт и Макриал, 25 VIII 1910, № 2595, Ю. Воронов и Н. Попов».

Subgen. 2. *Leptostemonum* (Dun.) Bitter ex Marzel

1927, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 5, 4:2584.
Лектотип (Иванина, h. l.): *S. igneum* L.

Sect. 1. *Protocryptocarpum* Bitter ex Marzel, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 5, 4:2585.
Тип: *S. sisymbriifolium* Lam.

10. *S. sisymbriifolium* Lam. 1793, Illustr. 2:251.
Описан из Южной Америки.
ЗЗ: Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Тбилиси); ВЗ: Н. Кур.; Т.
Указан для ЗП: Аз.-Куб., ст. Платнировская (Косенко, 1970:332).
Центр., Вост. Европа; Северная и Южная Америка.
Адвентивный вид.

11. *S. tectum* Pers. 1805, Syn. Pl. 1:227.
Описан из Мексики.
ЗЗ: Абх. (Сухуми).
Центр. Америка. Адвентивный вид.

Sect. 2. *Androceras* (Nutt.) Bitter ex Marzel, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 5, 4:2585.
Тип: *S. rostratum* Dun. (=*S. cornutum* Lam).

12. *S. cornutum* Lam. 1794, Tabl. Encycl. Meth. Bot. 2:95; Hawkes a. Edmonds, 1972, Fl. Europ. 3:199. — *S. rostratum* Dun. 1813, Hist. Solanum:234.
Описан из Южной Америки.
ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.
Указан для ЦК: В. Тер. (Иванов, 1998).
Центр., Вост. Европа; Средиз.; Северная Америка. Адвентивный вид.

13. *S. aculeatissimum* Jacq. 1781, Icon. Pl. Rar. 1:5.
Описан по материалам из Азии и тропической Америки.
ЗЗ: Абх.
Юго-Вост., Южн. Азия; Центр., Южная Америка. Адвентивный вид.

14. *S. carolinense* L. 1753, Sp. Pl.:187.
Описан из Сев. Америки.
ЗЗ: Адж.
Северная Америка. Адвентивный вид.

Tribus 2. *Hyoscyameae* Benth.

3. *Scopolia* Jacq.

1764, Obs. Bot. 1:32 («*Scopola*»).
Тип: *S. carniolica* Jacq.

1. *S. carniolica* Jacq. 1764, Obs. Bot. 1:32, tab. 20; Семенова, 1955, Фл. СССР, 22:100; Кут. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7:440; Колак. 1986, Фл. Абх. изд. 2, 3:10 —

Hyoscyamus scopolia L. 1767, Mant. Pl.: 461. — *Scopolia caucasica* Kolesn. 1944, Тр. Никит. бот. сада, 23: 31, descr. ross.; Колак. 1949, Фл. Абх. 4: 82; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 267; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2: 87. — *S. caucasica* Kolesn. ex Kreyer, 1950, Бот. мат. (Ленинград), 12: 267.

Описан из Югославии («circa Idriam»).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.

Центр., Южн., Вост. Европа.

Примечание. Видовая принадлежность кавказской скополии остается недостаточно ясной. Основным отличительным признаком для *S. caucasica* Kolesn. ex Kreyer указывалась окраска венчика, но сведения о ней противоречивы. А. И. Колесников и А. С. Коверга (1944) в результате обширных сборов скополии на Сев. Кавказе и в Абхазии пишут, что венчик у кавказских скополий темно-фиолетовый и отличается по габитусу от такового у европейских растений. А. А. Гроссгейм (1932: 352) и Ш. И. Кутателадзе (1967: 440) описывают окраску венчика как «снаружи буроватую, внутри желтоватую». А. И. Галушко (1980: 67) называет окраску венчика фиолетовой. И. Б. Сандина (1980; Сандина, Тарасевич, 1982), основываясь на изучении морфологических, палинологических и химических характеристик *S. carniolica* и *S. caucasica*, считала их слабообособленными видами. В Аджарии в островных местонахождениях в окрестностях г. Батуми и с. Мерси у скополии окраска венчика буровато-желтая и буроватая (Дмитриева, 1990).

4. *Atropa* L.

1753, Sp. Pl.: 181; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 85.

Лектотип (Hitchcock, Green, 1929: 132, 1947): *A. belladonna* L.

1. *A. caucasica* Kreyer, 1925, Результ. шестилетн. набл.: 48; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 352; Кут. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7: 439. — *A. belladonna* subsp. *caucasica* (Kreyer) Avet. 1981, Биол. журн. Арм. 9: 908.

Описан по экземплярам, выращенным из семян, полученных из Сухуми и Тбилиси.

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Пшад.-Джуб.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦК: Малк.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Гроссгейм, 1932: 352; Кутателадзе, 1967: 352, карта 496).

Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран).

5. *Physochlaina* G. Don fil.

1838, Gen. hist. 4: 470.

Лектотип: (Hoare, Knapp, 1997: 27): *P. physaloides* (L.) G. Don fil.

1. *P. orientalis* (Bieb.) G. Don fil. 1838, Gen. Syst. 4: 470. — *Hyoscyamus orientalis* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 164. — *Physochlaina dubia* Pascher, 1909, Feddes Repert. :167.

Описан по материалам из окр. г. Кисловодска и Грузии: «in cryptis circa acidulam Narsana et in Iberia [Bieberstein]». Лектотип (Семенова, 1955: 104): «Ex Caucaso Cabardino circa acidulam Narsana lectur [Bieberstein]» (LE!).

ЗК: Уруп-Теб. (гора Баранаха); ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах. (Ахалкалаки); ЮЗ: Занг.

Указан для ЮЗЗ: Месх. (Ахалцихе — Кутателадзе, 1967: 440, карта 497), Араг.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (Аветисян, 1986: 173).

Юго-Зап. (Турция, Иран), Ср. (Сыр.-Дар. р-н) Азия.

Гроссгейм (1932: 353) и Кутателадзе (1967: 440) приводили для флоры Кавказа 2 вида: *P. orientalis* (Bieb.) G. Don fil. и *P. dubia* Pascher. В качестве отличительных признаков от первого вида для *P. dubia* выдвигались следующие: листья более узкие (продолговатые), соцветие, чашечка и верхняя часть стебля железистые и др. Однако форма листа *P. orientalis* значительно варьирует у растений из разных местонахождений от яйцевидной до продолговатой, а соцветие и чашечка железисто опушенные у всех растений.

6. *Hyoscyamus* L.

1753, Sp. Pl.: 179; id. 1754, Gen. Pl. 5: 84.
Лектотип (Britton, Brown, 1913: 169): *H. niger* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Венчик 1.0—1.4 см дл., равный чашечке или слегка превышающий ее; чашечка при плодах трубчато-воронковидная. Растение 5—35 см выс. . . . . 4. *H. pusillus*.
\+ Венчик (2) 2.5—5 см дл., вдвое длиннее чашечки; чашечка при плодах колокольчатая или кувшинчатая. Растение (15) 20—80 см выс. . . . . 2.
2. Чашечка кувшинчатая, при плодах — выше середины с перетяжкой, с короткими широкими зубцами, с колючим остроконечием . . . . 3. *H. niger*.
\+ Чашечка широко колокольчатая, при плодах — без перетяжки, с длинными ланцетными зубцами . . 3.
3. Прикорневые и нижние стеблевые листья большей частью глубоко перистонадрезные или перистораздельные, средние — перистораздельные, прицветные листья перистораздельные или лопастные с 2—3 парами долей или лопастей, верхние листья иногда цельные; растение большей частью одностебельное, высокое (до 1 м выс.) . . . . 1. *H. reticulatus*.
\+ Прикорневые и нижние стеблевые листья цельнокрайные или с немногими зубцами, или выемчатые, стеблевые листья неглубоко надрезанные; прицветные листья большей частью цельные, реже с 1—2 парами зубцов; растение большей частью 2—3-стебельное, сравнительно невысокое . . . . 2. *H. pojarkovae*.

Subgen. 1. *Hyoscyamus*

Sect. 1. *Hyoscyamus*. — Sect. *Euhyoscyamus* Wettst. 1895, Pflanzenfam. 4, 3: 18.
Subsect. 1. *Hyoscyamus*. — *Subsect. Melanodyctii* Pojark. 1942, Бот. журн. СССР, 27, 6: 124.
Ser. 1. *Reticulati* Pojark. 1942, Бот. журн. СССР, 27, 6: 124. — Ser. *Afghanici* Pojark. 1942, цит. соч.: 128.
Тип: *H. reticulatus* L.

1. *H. reticulatus* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 257; Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 295, p. p.; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 353, p. p.; Авет. 1987, Фл. Арм. 9: 177, p. p. — *H. camerarii* Fisch. et Mey. 1837, Index Sem. Hort. Petropol. 4: 38—39. — *H. pinnatifidus* Schlecht. 1843, Linnaea, 17: 127. — *H. camerarii* var. *villosus* C. Koch, 1845, Linnaea, 22: 736.
Описан по материалам из Крита, Сирии, Египта.
ВЗ: Ширв., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах.; Т.
Юго-Зап., Ср. Азия.

Пояркова (1942: 124) считала, что вид описан из Сирии, а Египет и Крит указаны ошибочно. E. Schonbeck-Temesy (1972: 58) отмечает, что на Кавказе возможно нахождение близкого к *H. reticulatus* вида *H. kurdicus* Bornm., произрастающего в Иране и Курдистане и отличающегося от *H. reticulatus* окраской венчика (с неокрашенной сетью жилок). Гроссгейм (1949: 729) приводит для Кавказа близкий вид *H. kopetdaghi* Pojark. Однако в гербарии LE мы его не обнаружили.

2. *H. pojarkovae* Schonbeck-Temesy, 1972, in Rech. f., Fl. Iran. 100: 56, tab. 10. — *H. reticulatus* var. *integrifolius* Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 295. — *H. reticulatus* auct. non L.: C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 383; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 353, p. p. — *H. camerarii* sensu Pojark. 1942, Бот. журн. СССР, 27, 6: 125, non Fisch. et Mey. 1837; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 296; Кут. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7: 442.
Описан из Юго-Зап. Азии (Ирак).
Т.
Юго-Зап. Азия.

Ser. 2. *Nigri* Pojark. 1942, Бот. журн. СССР, 27, 6: 129.
Тип: *H. niger* L.

3. *H. niger* L. 1753, Sp. Pl.: 179. — *H. bohemicus* F. W. Schmidt, 1794, Fl. Bohem. 3: 31. — *H. agrestis* Kit. ex Schult. 1814, Oesterr. Fl., ed. 2, 1: 383. — *H. niger* var. *agrestis* Koch, 1837, Syn. Fl. Germ.: 509.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ; Т.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ВК: Кубин.; ВЗ: Иорск.-Шек., Караб.; ЮЗЗ (Гроссгейм, 1932 : 353; Кутателадзе, 1967 : 441, карта 499); для всех районов Сев. Кавказа (Галушко, 1980 : 67).

Атл., Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия; Сев. Африка; натурализовался в Северной Америке и Австралии.

Однолетняя форма *H. niger* иногда приводится под названием *H. bohemicus* или *H. agrestis*; по отношению к двулетней озимой является ее яровой формой. Она отличается от двулетней обычно тонкими простыми стеблями, отсутствием прикорневой розетки листьев и менее расчлененными листьями.

Subsect. 2. *Pusilli* Schonbeck-Temesy, 1972, in Rech. f., Fl. Iran. 100 : 67. — Ser. *Pusilli* Pojark. 1955, Фл. СССР, 22 : 97, descr. ross.

Тип: *H. pusillus* L.

4. *H. pusillus* L. 1753, Sp. Pl. : 180. — *H. micranthus* Ledeb. ex G. Don, 1838, Gen. Syst. 4 : 472. — *H. pungens* Griseb. 1844, Spicil. Fl. Rumel. 2 : 52.

Описан из Ирана («in Persia»).

ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗ: Дар., Мегр.-Занг. (Гроссгейм, 1932 : 353; Кутателадзе, 1967 : 441, карта 498).

Вост. Европа (ниж. Волж.); Средиз.; Юго-Зап., Ср., Центр., Азия.

Tribus 3. *Datureae* Wettst.

7. *Datura* L.

1753, Sp. Pl. : 179; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 83.

Лектотип (Britton, Brown, 1913 : 169): *D. stramonium* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Растение густо опушенное; стебель и листья обычно окрашены в темно-фиолетовый цвет. Цветки 12—18 см дл. и 7—10 см шир., венчик 10—12-зубчатый . . . . 3. *D. innoxia*.
+ Растение обычно голое, светло-зеленое. Цветки 6—10 см дл., венчик 5-лопастный . . . . 2.
2. Венчик белый. Коробочка на верхушке с более длинными, чем в нижней ее части, шипами. Растение до 120 см выс., обычно голое . . . . 1. *D. stramonium*.
+ Венчик синеватый или пурпурово-фиолетовый. Коробочка с шипами одинаковой длины по всей ее поверхности или гладкая . . . . 2. *D. tatula*.

1. *D. stramonium* L. 1753, Sp. Pl. : 179.

Описан из Америки.

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; Т.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ (Гроссгейм, 1932 : 356; Кутателадзе, 1967 : 450, карта 506; Аветисян, 1987 : 179); для всех предгорных и низкогорных районов Сев. Кавказа (Галушко, 1980 : 67).

Европа; Средиз.; Азия; Сев. Африка; Северная, Центр. и Южная Америка. Рудеральное растение, родина предположительно Северная и Центр. Америка, хотя указывались и различные страны восточного полушария, где вид более широко распространен, чем в западном полушарии (Пояркова, 1981 : 200).

2. *D. tatula* L. 1762, Sp. Pl., ed. 2 : 256; Пояpк., 1955, Фл. СССР, 22 : 111; она же, 1981, Фл. евр. ч. СССР, 5 : 200. — *D. stramonium* auct. non L.: Moore, 1972, Fl. Europ. 3 : 200; Schonbeck-Temesy, 1972, Fl. Iran. 100 : 45.

Классическое местообитание не указано.
ЮЗ.
Ср. Азия; Северная, Центр. и Южная Америка; заносное в Вост. Европе (Прибалтика, Украина). Разводится в качестве декоративного и, по-видимому, расселяется из садов. Сорное у жилья.

3. *D. innoxia* Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, n 5; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22:114; Кут. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7:450; Колак. 1986, Фл. Абх., изд. 2, 4:6. — *D. metel* auct. non L. (nom. confusum): Тер-Хачат. 1964, Опред. раст. Груз. 1:364.
Описан по экземплярам, выращенным из семян, полученных из Мексики.
ЗЗ: Абх.
Северная Америка. Натурализован в Средиз.; Юго-Зап., Юго-Вост., Вост. Азии; в Северной и Южной Америке. Рудеральное растение.

Tribus 4. *Jaboroseae* Miers

8. *Salpichroa* Miers

1845, Journ. Bot. Hook. 4:321.
Лектотип (Cabrera, 1953:414): *S. glandulosa* (W. J. Hook.) Miers [*Atropa glandulosa* W. J. Hook.].

1. *S. rhomboidea* Miers, 1845, Journ. Bot. (Hook.), 4:326. Описан из Южной Америки.
СЗЗ: Абх. (заносн. в окр. Сухуми).
Южная Америка.
Очень редкий адвентивный вид во флоре Кавказа. Полукустарник с цветками в развилинах стебля и мелкими шаровидными ягодами.

Tribus 5. *Lycieae* Wettst.

9. *Lycium* L.

1753, Sp. Pl.: 191; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5:88.
Лектотип (Britton, Brown, 1913:168): *L. afrum* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Плоды черные. Кустарник с крепкими узловатыми, желтовато-белыми ветвями, густо усаженными тонкими колючками. Листья мясистые, линейные или цилиндрические. Нити тычинок опушены выше основания . . . . 1. *L. ruthenicum*.
\+ Плоды красные или темно-буро-красные. Кустарники с длинными не колючими поникающими побегами или с колючими пазушными . . . . 2.
2. Тычиночные нити без опушения. Кустарники с колючими, заостреными шишкообразными пазушными побегами. Листья продолговато-ланцетные. Плоды шаровидные, красные . . . . . 2. *L. depressum*.
\+ Тычиночные нити с опушением. Кустарники с очень длинными прутьевидными побегами. Плоды удлиненно-эллипсоидальные . . . . 3.
3. Плоды темно-буро-красные. Листья линейные. Растения с колючими короткими побегами. Трубка венчика внутри голая . . . . 4. *L. anatolicum*.
\+ Плоды красные, продолговато-яйцевидные. Листья узко эллиптические или ланцетные; ветви тонкие, большей частью не колючие. Трубка венчика над местом прикрепления тычинок опушенная. . . . . 3. *L. barbarum*.

Ser. 1. Ruthenica Pojark. ex Ivanina ser. nov.; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22:80, descr. ross.
Bacca nigra. Folia crassa subcylindrica. Rami spinis brevibus tenuibus obsiti.

Typus: *L. ruthenicum* Murr.

Ягода черная. Листья толстые, почти цилиндрические. Ветви усажены короткими, тонкими колючками.

Тип: *L. ruthenicum* Murr.

1. *L. ruthenicum* Murr. 1780, Comm. Gott. 2:9; Stearn, 1972, Fl. Europ. 3:194. — *L. tataricum* Pall. 1784, Fl. Ross. 1, 1:78, p. p. excl. var. *minus*.

Описан по культурному образцу, выращенному из семян, присланных Палласом из Сибири.

ЦК: Малк. (Актопрак, одичав. ?); ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ; ЮЗ: Нах., Занг.; Т.

Указан для ЗП (Кутателадзе, 1967:439, карта 495); ВП: В. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987:89); ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Мегр.-Зан., Ю. Караб. («на песках и солончаках, в полупустыне, по пустынным речным долинам» — Аветисян, 1987:170).

Вост. Европа (юго-вост.); Юго-Зап., Ср., Центр., Южн. Азия.

2. *L. depressum* Stocks, 1852, Journ. Bot. (Hook.), 4:179; Schonbeck-Temesy, 1972, in Rech. f. Fl. Iran. 100:32, quoad subsp. *depressum*. — *L. turcomanicum* Turcz. ex Miers, 1854, Ann. Mag. Nat. Hist. (London), ser. 2, 14:183; Поярк. 1955, Фл. СССР, 22:78.

Описан из Пакистана.

ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Мегр.-Зан.

Вост. Европа (возможно, заносное); Юго-Зап., Ср., Южн. Азия.

Ser. 2. *Chinensia* Pojark. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13:254.

Тип: *L. chinense* Mill.

3. *L. barbarum* L. 1753, Sp. Pl.: 192 (excl. syn.); id. 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2:936; Stearn, 1972, Fl. Europ. 3:194; Поярк. 1981, Фл. евр. ч. СССР, 5:194. — *L. halimifolium* Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8: n 6.

Описан по экземплярам, интродуцированным в Европу из Китая.

ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум. (Танфильев, Кононов, 1987:89); ВЗ: Мург.-Муровд. (Аветисян, 1987:171).

Вост. Азия (Китай — пров. Ганьсу). Культивируется и натурализован в Европе, Средиземноморье, Азии (Китай), Сев. Африке и Северной Америке.

4. *L. anatolicum* A. Baytop et Mill, 1977, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35:313; A. Baytop, 1979, Fl. Turk. 10:6; Авет. 1997, Фл. Арм. 8:108.

Описан из Турции («3 km S. of Cifteler, 870 m, 28 VIII 1974, A. Baytop, 30815»).

ЮЗ: Занг.

Указан для ЮЗ: Ю. Караб. (Аветисян, 1987:168).

Baytop (1979:6) считал ч то *L. anatolicum* является эндемиком внутренней Анатолии. Однако В. Е. Аветисян (1987) выяснила, что северная граница распространения этого вида заходит в Армению (Мегринский и Горисский районы).

Авторы вида сближали его с *L. depressum* и *L. petraeum*, но Аветисян считает, что этот вид близок к *L. dasystemum*, распространенному в Ср. и Центр. Азии и в Иране.

Tribus 6. *Nicandreae* Wettst.

10. *Nicandra* Adans.

1763, Fam. Pl. 2:219, nom. conserv.

Тип: (Gaertner, 1791:237): *N. physalodes* (L.) Gaertn.

1. *N. physalodes* (L.) Gaertn. 1791, De Fruct. Sem 2 : 237. — *Atropa physaloides* L. 1753, Sp. Pl. : 181.

Описан из Перу.

ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: В. Сулак.; ВЗ: Ширв. (Баку).

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗ: Севан.; Т (Гроссгейм, 1932 : 351; Кутателадзе, 1967 : 498, карта 494); ЗП: З. Ставр.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 64); ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев. (Аветисян, 1987 : 167).

Южная Америка. Встречается как сорное и одичалое в Атл., Центр., Вост. Европе; Средиз.; Сев. (юго-вост.), Юго-Зап., Ср., Вост. Азии, Северной и Южной Америке.

Примечание. Несмотря на орфографическую ошибку в написании, название «*Nicandra*» включено в список «Nomina conservanda» Кодекса ботанической номенклатуры, а тем самым отвергается правильное написание рода как «Nicandera», данное во «Флоре Ирана» (Schonbeck-Temesy, 1972 : 6).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-497990).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. *Solanaceae* Juss. Пасленовые // Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 8. С. 166—186.

Агаджанов С. Д. Сем. *Solanaceae* — Пасленовые // Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. С. 388—415.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-н/Д., 1980. Т. 3. 328 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис; Эривань, 1932. Т. 3. 405 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси, 1990. Т. 1. 328 с.

Иванов А. А. Флора Предкавказья и ее генезис. Ставрополь, 1998. 184 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Сухуми, 1949. Т. 3. 332 с.

Колаковский А. А. Фяора Абхазии. 2-е изд. Тбилиси, 1986. Т. 3. 222 с.

Колесников А. И., Коверга А. С. Ценные лекарственные растения Кавказа: скополия кавказская, валериана колхидская, наперстянка ржавчинная // Тр. Гос. Никит. бот. сада. Сочи, 1944. Т. 23. С. 1—90.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Кутателадзе Ш. И. *Solanaceae* Juss. — Пасленовые // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 437—451.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 1513—1521.

Пояркова А. И. К систематике видов белены родственных *Hyoscyamus reticulatus* Linné // Бот. журн. 1942. Т. 27. № 6. С. 117—130.

Пояркова А. И. Сем. Пасленовые — *Solanaceae* Pers. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 1—99, 115.

Пояркова А. И. Сем. 141. *Solanaceae* Juss. — Пасленовые // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 179—201.

Сандина И. Б. Критический анализ рода *Scopolia* (*Solanaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 485—496.

Сандина И. Б., Тарасевич В. Ф. Палинологические данные к изучению рода *Whitleya*, *Atropanthe* и *Scopolia* s. str. (*Solanaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 146—154.

Семенова М. Н. Род Скополия — *Scopolia* Jacq. // Флора СССР. М.; Л., 1955а. Т. 22. С. 99—103.

Семенова М. Н. Род Пузырница — *Physochlaina* G. Don // Флора СССР. М.; Л., 1955б. Т. 22. С. 103—106.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Baytop A. *Solanaceae* // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1979 (1978). Vol. 6. P. 437—458.

Britton N. L., Brown A. Illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British States, Canada and the british possessions from Newfoundland to be parallel of the Southern

Boundary of Virginia, and from the Atlantic Ocean westward to the 102-d meridian. 2 nd ed. New York, 1913. Vol. 3. 630 p.
Cabrera A. L. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. Buenos Aires, 1953. 591 p.
D'Arcy W. G. Solanaceae studies. 2. Typification of subdivisions of *Solanum* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1972. Vol. 59. N 2. P. 262—279.
D'Arcy W. G. The classification of the *Solanaceae* // J. G. Hawkes, R. N. Lester, A. D. Skelding. The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. Linn. Soc. Sympos. N 7. London, 1979. P. 3—47.
D'Arcy W. G. The *Solanaceae* since 1976 with a review of its biogeography // *Solanaceae* III: taxonomy, chemistry, evolution. Kew; Richmond, 1991. P. 161—168.
Dunal M. F. Solanaceae // A. P. de Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1852. Vol. 13 (1). P. 1—690.
Gaertner J. De Fructibus et Seminibus Plantarum. Tuebingae, 1791. T. 2. 504 S.
Hitchcock A. S., Green M. L. Standard-species of Linnaean genera of *Phanerogamae* (1753—1754) // Intern. Bot. Congr. Cambridge (England). 1930. Nomenclature. Proposals by British botanists. London, 1929. P. 110—199.
Hitchcock A. S., Green M. L. Species lectotypicae generum Linnaei (standard-species of Linnean generic names: *Phanerogamae*) // Brittonia. 1947. Vol. 6. N 1. P. 114—118.
Hoare A. L., Knapp S. A phylogenetic conspectus of the tribe *Hyoscyameae* (*Solanaceae*) Bull. Nat. Hist. Mus. (London) Bot. 1997. Vol. 27. N 1. P. 11—29.
Jacquin N. J. Observationum botanicarum iconibus ab auctore delineatis illustratarum. Vindobonae, 1764. T. 1. 48 p.
Jussieu A. L. de. Genera plantarum. Paris, 1789. 498 p.
Schonbeck-Temesy E. Solanaceae // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1972. Lfg. 100. S. 1—82.
Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.
Tetenyi P. A. Chemotaxonomie classification of the *Solanaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1987. Vol. 74. P. 600—608.
Wettstein R. Solanaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamillen. Leipzig, 1895. T. 4. Abt. 3b. S. 4—38.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 X 1999

УДК 582.918.3(479)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 6

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PRIMULACEAE* КАВКАЗА

G. L. MENITSKY. CONSPECTUS OF CAUCASIAN *PRIMULACEAE* SPECIES

Представлен обзор кавказских видов сем. *Primulaceae* с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа (Меницкий, 1991) и уточненными ключами для определения видов. Для флоры Кавказа приводятся 19 видов рода *Primula*, 9 — *Androsace*, 6 — *Lysimachia*, 3 — *Cyclamen* и по 1 виду в родах *Sredinskya, Samolus, Asterolinon, Naumburgia, Anagallis* и *Glaux*. Комментируются различные аспекты изменчивости кавказских первоцветов.

Ключевые слова: Кавказ, флора, *Primulaceae*.

Критический конспект кавказских представителей сем. *Primulaceae* (по системе, принятой Ан. А. Федоровым (1952) в обработке для «Флоры СССР») с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа и ключами для определения видов по форме, принятой для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991), составлен по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Tribus 1. *Primuleae*

1. *Primula* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Растения в различной степени опушенные хотя бы по жилкам листьев, без мучнистого налета; если совершенно голые, то цветки одиночные на цветоножках, отходящих от корневища . . . . 2.
— Растения голые, часто с мучнистым налетом; цветки в многоцветковых соцветиях . . . . 14.
2. Листья совершенно голые, очень тонкие, не морщинистые, округло-почковидные или округло-сердцевидные, крупногородчатые, 15—20 см в диам., на длинных (в 2—4 раза превышающих пластинку) крылатых черешках; цветки одиночные, на длинных цветоножках, отходящих от корневища, фиолетовые, с отгибом 2.0—2.5 см в диам., с трубкой, вдвое превышающей узкую чашечку (Sect. *Julianae*) . . . . 2. *P. juliae* Kusn.
— Листья не бывают полностью голыми и очень тонкими — опушение сохраняется хотя бы снизу по жилкам . . . . 3.
3. Цветки в многоцветковых соцветиях на стрелках . . . . 4.
— Цветки одиночные на цветоножках, отходящих от корневища (Subsect. *Acaules*) . . . . 12.
4. Листья плоские, плотные, крупные (8—12 см дл.), по краю остисто-зубчатые, округло-сердцевидные с выемчатым основанием, на длинных крылатых черешках, в 2—3 раза превышающих пластинку, опушенных красными членистыми волосками; цветки розовые (синеющие при высыхании); чашечка вдвое короче венчика (Sect. *Megaseifoliae*) . . . . 1. *P. megaseifolia* Boiss. et Bal.
— Листья морщинистые, с клиновидными, усеченными, редко почковидно-сердцевидными основаниями; черешки обычно в различной степени крылатые, никогда не бывают густо опушенными красноватыми членистыми волосками (Sect. *Primula*) . . . . 5.
5. Цветки розовые, пурпурные, фиолетовые (синеющие в гербарии) . . . . 6.
— Цветки желтые (зеленеющие в гербарии) . . . . 8.
6. Листья густо серо опушенные или беловойлочные снизу, от эллиптических до почковидных . . . . . 7.
— Листья голые по пластинке и редко опушенные только по жилкам, от эллиптических до широкояйцевидных, внезапно суженные в равный или превосходящий пластинку крылатый черешок . . . . 8. *P. meyeri* Rupr.
7. Листья округло-почковидные (с выемчатым основанием), беломохнатые снизу; черешки не крылатые; цветки фиолетовые с трубкой вдвое длиннее чашечки; цветоножки равны или в 2—3 раза длиннее цветков; коробочка не превышает чашечки . . . . 7. *P. renifolia* Volgun.
— Листья с пластинками от продолговатых до яйцевидных, обычно постепенно (реже внезапно) переходящими в крылатые черешки, рассеянно опушенные; цветки розовые или пурпурные; цветоножки короче цветков или равны им; коробочка длиннее чашечки . . . . 6. *P. amoena* Bieb.
8. Чашечка ширококолокольчатая, уже во время цветения почти вдвое шире трубки венчика; последняя заметно длиннее вогнутого отгиба и равна чашечке; соцветие однобокое; листья городчато-зубчатые, продолговато-яйцевидные, резко суженные в длинный черешок . . . . 9. *P. macrocalyx* Bunge
— Чашечка узкая, охватывает трубку венчика; отгиб венчика плоский, равен или превышает трубку венчика; соцветия обычно симметричные . . . . 9.
9. Листья постепенно оттянуты в черешок; чашечка плотно охватывает трубку венчика . . . . 10.
— Листья внезапно сужены в длинный черешок, с коротколиновидными, усеченными или выемчато-сердцевидными основаниями; трубка чашечки более широкая . . . . 11.
10. Листья снизу серовойлочные . . . . 10. *P. ruprechtii* Kusn.
— Листья снизу почти голые, опушенные только по жилкам . . . . 12. *P. pallasii* Lehm.
11. Листья снизу тонко серовато опушенные; чашечка с широким зевом, рассечена на 1/3—1/2 своей длины; листья с усеченными основаниями . . . . 11. *P. pseudoelatior* Kusn.
— Листья снизу почти голые; зубцы чашечки составляют около 1/4 ее длины; пластинки листа обычно с сердцевидными основаниями . . . . 13. *P. cordifolia* Rupr.
12. Листья с хорошо выраженными черешками, серовато-войлочные снизу; цветки желтые, синие, розовые или белые . . . . 4. *P. heterochroma* Stapf
— Листья постепенно оттянуты в черешок, снизу слабо опушенные . . . . 13.
13. Цветки желтые . . . . 3. *P. vulgaris* Huds.
— Цветки пурпурные, фиолетовые или белые . . . . 5. *P. sibthorpii* Hoffmgg.
14. Листочки обертки при основании сросшиеся; лопасти отгиба венчика без выемки; цветки белые, розовые, при высыхании палевые; листья зубчато-городчатые, продолговатые, по краю с белым мучнистым налетом (Sect. *Chrystallophlomis*) . . . . 19. *P. bayernii* Rupr.
— Листочки обертки не сросшиеся, при основании обычно с мешковидными вздутиями; лопасти отгиба с выемкой; цветки желтые, фиолетовые, розовые или синие . . . . 15.
15. Листочки обертки с хорошо развитыми мешковидными придатками, не отогнуты вниз; листья 6—20 см дл.; отгиб венчиков 15—20 мм в диам.; мучнистый налет (если имеется) только в соцветиях (Sect. *Oreophlomis*) . . . . 16.

— Листочки обертки со слабо выраженными мешковидными вздутиями или вообще без таковых, после цветения отогнуты вниз; листья 4—6 см дл.; отгибы венчиков 8—10(16) мм дл.; мучнистый налет (если имеется) в соцветиях и на нижней поверхности листьев (Sect. *Aleuritia*) . . . . 18.
16. Цветки желтые; цветоносы в 2—3 раза длиннее чашечки . . . . 17. *P. luteola* Rupr.
— Цветки фиолетовые, розовые или синие . . . . 17.
17. Листья городчато-зубчатые, 2—3 см шир.; соцветие многоцветковое, на толстом цветоносе; цветоножки приблизительно равны чашечке . . . . 16. *P. auriculata* Lam.
— Листья неравномерно городчато-зубчатые и частично цельнокрайные, 1—2 см шир.; соцветие малоцветковое на тонкой стрелке; цветоножки очень короткие, значительно короче чашечек . . . . 18. *P. tournefortii* Rupr.
18. Чашечка трубчатая, разделена на 1/3 (1/2) своей длины; листья продолговатые, почти сидячие или постепенно оттянутые в короткий слабо дифференцированный черешок короче пластинки, без мучнистого налета (var. *algida*), реже с желтым (var. *armena* C. Koch) или белым (var. *albo-farinosa* Rupr.) мучнистым налетом . . . . 14. *P. algida* Adams
— Чашечка почти шаровидная, рассеченная на 1/2—2/3 своей длины; листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, на длинных тонких черешках (в 1.5—2.0 раза длиннее пластинок), обычно снизу с белым мучнистым налетом . . . . 15. *P. farinifolia* Rupr. (включая *P. darialica* Rupr. — без мучнистого налета на листьях; *P. zeylamica* Char. et Kapell. — с белым мучнистым налетом, но короткочерешковыми листьями и широким, 1.2—1.6 см в диам., отгибом).

Sect. 1. *Megaseifoliae* Balf.

1. *P. megaseifolia* Boiss. et Bal. 1879, in Boiss. Fl. Or. 4:26.
Описан из восточной Турции. Тип: «in faucibus humidis umbrosis circa Rhize Ponti Lazici 900′ (Bal.)» (G ?).
ЗЗ: Адж.
Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Sect. 2. *Julianae* Fed. et Losinsk. («*Juliae*»)

2. *P. juliae* Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1, 2:67.
Описан из Восточного Закавказья. Синтипы: «Лагодехи, Лагодехское ущелье, на скале, в воде, 18 IV [18]89; 20 IV [19]00, Ю. Млокосевич» (?).
ВК: В. Сулак. (ущ. Пала-ката); ВЗ: Алаз.-Агрич.
Эндемик.

Sect. 3. *Primula*

Subsect. 1. Acaules (Fed.) Menits. comb. nov. — Ser. *Acaules* Fed. 1952, Фл. СССР, 18:135, descr. ross.
Plantae scapis unifloris numerosis folia aequantibus.
Тип: *P. acaulis* (L.) Hill.

3. *P. vulgaris* Huds. 1763, Fl. Angl.:70. — *P. veris* var. *acaulis* L. 1753, Sp. Pl.:143. — *P. acaulis* (L.) Hill, 1765, Veg. Syst. 8:25; Boiss. 1879, Fl. Or. 4:24; Липск. 1899, Фл. Кавк.:385; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:77, pro var. *genuina* Pax.
Описан из Англии.
ЗК: Адаг.-Пшиш.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.
Атл., Центр., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Ливан).

4. *P. heterochroma* Stapf 1885, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1:70. — *P. vulgaris* subsp. *heterochroma* (Stapf) W. W. Smith et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16:42. — *P. acaulis* auct. non (L.) Hill: Boiss. 1879, Fl. Or. 4:24; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:77—79, quoad. var. *genuina*, p. p. et *sibthorpii*, p. p.
Описан из Ирана. Тип: «Prope Kudrun, 22 IV [1882], Polak et Pichler».
Т.
Юго-Зап. (сев. Иран) Азия.

5. *P. sibthorpii* Hoffmgg. 1824, Verz. Pflanzenkult.:189. — *P. acaulis* var. *rubra* Sibth. et Smith, 1813, Fl. Graec. Prodr. 2:70. — *P. acaulis* var. *rosea* Boiss. 1879, Fl.

Or. 4:24. — *P. acaulis* var. *sibthorpii* (Hoffmgg.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. 10:181; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:78. — *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii* (Hoffmgg.) W. W. Smith et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16:42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6:114. — *P. komarovii* Losinsk. 1933, Изв. АН СССР, сер. 7, 2:301; Фед. 1952, Фл. СССР, 18:137; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7:38; Смольян. 1967, Фл. Кавк. 7:157; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2:282. — *P. woronowii* Losinsk. 1933, цит. соч.: 303; Фед. 1952, цит. соч.: 138; Капелл. 1952, цит. соч.: 38; Прил. 1957, Фл. Азерб. 7:18; Смольян. 1967, цит. соч.: 159; Галушко, 1980, цит. соч.: 283. — *P. abchasica* Sosn. 1937, Тр. Тифл. бот. сада, 2:231; Фед. 1952, цит. соч.: 141; Капелл. 1952, цит. соч.: 37; Смольян. 1967, цит. соч.: 159. — *P. sibthorpii* Hoffmgg. var. *abchasica* (Sosn.) Kolak. 1948, Фл. Абх. 3:267. — *P. leskeniensis* G. Kos ex Smoljan. 1967, цит. соч.: 158. — *P. vulgaris* subsp. *komarovii* (Losinsk.) Fed. 1973, Фл. Арм. 6:30. — *P. vulgaris* subsp. *woronowii* (Losinsk.) Fed. 1973, цит. соч.: 30.

Описан по культурному материалу из Германии.

ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: Малк.; ВК; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Караб.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.

Указан для СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980:282, sub. *P. komarovii*); ВЗ: Иорск.-Шек. (Капеллер, 1952:41), Мург.-Муровд. (Прилипко, 1957:18, sub. *P. woronowii*).

Юго-Вост. Европа (Болгария, сев. Греция); Юго-Зап. Азия (Турция).

Subsect. 2. *Primula*

6. *P. amoena* Bieb. 1808, Fl. Taur-Cauc. 1:138, excl. var. *acaulis*. — *P. elatior* var. *amoena* (Bieb.) Duby, 1844, in DC. Prodr. 8:36. — *P. amoena* Bieb. var. *genuina* Pax, 1889, Bot. Jahrb. 10:180. — *P. amoena* Bieb. var. *grandiflora* Kusn. 1898, Delect. I pl. exs.: 25; Липск. 1899, Фл. Кавк.: 386; var. *minuta* Kusn. 1898, цит. соч.: 24; Липск. 1899, Фл. Кавк.: 386; var. *sublobata* Kusn. 1900, Delect. III pl. exs.: 65; var. *kasbek* Kusn. 1900, цит. соч.: 65; var. *intermedia* Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 2:159; var. *hypoleuca* Kusn. 1900, Delect. III pl. exs.: 65. — *P. kusnetzovii* Fed. 1952, Фл. СССР, 18:723, 144; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7:160; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2:286. — *P. elatior* auct. non (L.) Hill: Jacq. 1847—49, in Ledeb. Fl. Ross. 3:9, p. p. — *P. elatior* subsp. *meyeri* auct. non (Rupr.) Valentine et Lamond: Lamond, 1978, Fl. Turk. 6:117.

Описан с Кавказа («Habitat in alpibus caucasicis»). Лектотип (Меницкий, h. l.): «Ex Caucaso altiore iberico [Bieberstein]» (Herb. Bieb. LE!).

ЗК: Бело-Лаб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.

Указан для ЗК: Уруп-Теб.; ЦЗ; ВЗ: Мург-Муровд.; ЮЗ: Занг. (Кузнецов, 1901:69—75; Капеллер, 1952:31; Смольянинова, 1967:160, карта 169; Федоров, 1973:31).

Предложенный Ан. А. Федоровым (1952:143) в качестве лектотипа образец Адамса «Primula veris. Habitat in alpibus Caucasi septentrionalis: floret primo vere» (LE) не цитируется в протологе *P. amoena* и не имеет авторского определения. Предлагаемый нами лектотип из гербария Биберштейна имеет таковое, и надпись на его этикетке не противоречит протологу, однако у него отсутствует дата сбора.

7. *P. renifolia* Volgunov, 1940. Бот. мат. (Ленинград), 7:111.

Описан из Западного Кавказа. Синтипы: «Северный Кавказ, Карачаевская авт. обл., долина р. Теберды, в трещинах скал, 1500—2500 м, 22 IX 1936, 2 и 4 VII 1937, 11 VIII 1938, Д. Волгунов». Лектотип (Ан. А. Федоров, 1949, in sched. herb. LE; он же, 1952:134): «Тебердинский гос. заповедник. Западный склон Кель-баши. В трещинах скал, 2000 м, 2 июля 1937, № 70, Д. Волгунов» (LE! iso — LE!).

ЗК: Уруп-Теб.

Эндемик.

Федоров (1952:135) и Смольянинова (1967:157) сближают *P. renifolia* с *P. megaseifolia* Boiss. et Bal., от которого первый хорошо отличается характером зубчатости листьев (нет игольчатых остроконечий на зубцах), крылатыми (а не округлыми) черешками листьев, лишенными густого опушения из членистых

красноватых волосков, почковидными (а не округло-широкоэллиптическими) листьями. Сам Волгунов в протологе совершенно правильно сближал свой вид с *P. meyeri* Rupr., от которого он отличается лишь более густо опушенными почковидными листьями.

8. *P. meyeri* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6:224. — *P. amoena* var. *meyeri* (Rupr.) Boiss. 1879, Fl. Or. 4:26; Липск. 1899, Фл. Кавк.:386; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:72. — *P. amoena* subsp. *meyeri* (Rupr.) W. W. Smith et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16:42. — *P. elatior* subsp. *meyeri* (Rupr.) Valentine et Lamond, 1978, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 36:42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6:117.

Описан из Центрального Кавказа («von den hohen Vorbergen des Elbrus, am 7 Juli. C. A. Meyer»). Тип: «In locus humidiusculis alpinis et subalpinis (6000—10 000 p.), 7 July [C. A. Meyer]» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

9. *P. macrocalyx* Bunge 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1:209. — *P. officinalis* var. *macrocalyx* (Bunge) C. Koch, 1843, Linnaea, 17:307; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:81. — *P. suaveolens* var. *colchica* Albov, 1895, Мат. Фл. Колх.:167; Липск. 1899, Фл. Кавк.:385. — *P. veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Ludi, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur. 5:1753; Фед. 1973, Фл. Арм. 6:31; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6:115. — *P. inflata* subsp. *macrocalyx* (Bunge) O. Schwarz, 1968, Wiss. Zeitschr. Univ. Jena, 17:313. — *P. veris* auct. non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1:137. — *P. officinalis* auct. non (L.) Hill: Boiss. 1879, Fl. Or. 4:24, p. p., quoad pl. cauc.; Липск. 1899, цит. соч.: 385. — *P. veris* subsp. *columnae* auct. non (Ten.) Ludi: Lamond, 1978, l. c.: 115, p. p. quoad pl. cauc.

Описан с Алтая.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Указан для ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион., Адж. (Смольянинова, 1967:161, карта 171).

Юго-Вост. (Крым), Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

А. А. Дмитриева (1900: 127) приводит для Аджарии как (возможно) заносный вид *P. veris* L. Указание требует проверки; приведенный ею диагноз не позволяет установить родство с *P. veris* или *P. macrocalyx*.

10. *P. ruprechtii* Kusn. 1899, Delect. II pl. exs.: 51; он же, 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:64. — *P. amoena* var. *flava* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6:223. — *P. elatior* var. *genuina* Pax, 1899, Bot. Jahrb. 10:186, p. p. — *P. leucophylla* var. *ruprechtii* (Kusn.) Pax, 1905, in Engler, Pflanzenr. 22 (4, 237):53. — *P. leucophylla* subsp. *ruprechtii* (Kusn.) W. W. Smith et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16:42. — *P. elatior* subsp. *ruprechtii* (Kusn.) Harrison, 1931, Trans. North Nat. Union, 1:49, 74, 76.

Описан из Центрального Кавказа. Синтип: «Caucasus, Ossetia — Marcowicz» (?).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Занг. (Кузнецов, 1901:65; Гроссгейм, 1932:206; Капеллер, 1952:31; Федоров, 1973:31).

Эндемик.

Федоров (1952: 148) выбрал в качестве лектотипа этого вида образец Алексеенко («Loco „Chabaz" ad fl. Kicz-Malka, 3400', 12 IV 1897»), не цитируемый в протологе.

11. *P. pseudoelatior* Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1:68; он же, 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:63. — *P. elatior* subsp. *pseudoelatior* (Kusn.) W. W. Smith et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16:42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6:117. — *P. pallasii* subsp. *pseudoelatior* (Kusn.) Harrison, 1931, Trans. North Nat. Union, 1:49, 65, 71.

Описан по материалам из Западного и Центрального Кавказа («In Caucaso magno centr., nec non occident., in regione subalp. et alpina, 6—9500′»). Лектотип (Меницкий, h. l.): «Мамисон, 8000′, 17 VI 1890, И. Акинфиев» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк. (Бечо); ЗЗ; Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

12. *P. pallasii* Lehm. 1817, Monorg. Prim.: 38. — *P. elatior* var. *pallasii* (Lehm.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. 10: 179; Кузн. 1901. Мат. Фл. Кавк. 4, 1: 58. — *P. elatior* subsp. *pallasii* (Lehm.) W. W. Smith et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 116. — ?*P. saguramica* Gavr. 1952, Сообщ. АН ГССР, 13, 6: 367.

Описан с Алтая.

ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев. (Цахкадзор), Севан.

Указан для ЦЗ: Лори.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1932: 206; Капеллер, 1952: 31; Прилипко, 1957: 23; Федоров, 1973: 31).

Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция) Азия.

13. *P. cordifolia* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 225. — *P. meyeri* var. *cordifolia* (Rupr.) Regel, 1874, Тр. Петерб. бот. сада, 3: 130 — *P. pallasii* var. *cordifolia* (Rupr.) Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 26; Липск. 1899, Фл. Кавк.: 385. — *P. elatior* var. *cordifolia* (Rupr.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. 10: 179; Кузн. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив.: 68; он же, 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1: 62. — *P. elatior* subsp. *cordifolia* (Rupr.) W. W. Smith et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42.

Описан из Центрального Кавказа («Bei Kasbek und Kobi, 920—1030 Toisen, zusammen mit *P. amoena* (*purpurea*) und *P. macrocalyx* Mitte Mai bluhend»). Лектотип (Меницкий, h. l.): «Kasbek, 920 hex, 14 Maji 1861, Ruprecht» (LE!).

ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори.; ВЗ: Мург.-Муровд.

Указан для ЗК: Уруп-Теб. (Капеллер, 1952: 27); ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980: 283; Очиаури, 1981: 78).

Эндемик.

Sect. 4. *Aleuritia* Duby

14. *P. algida* Adams, 1805, Web. et Mohr, Beitr. Naturk. 1: 46. — *P. longiscapa* Ledeb. 1814, Mem. Acad. Sci. Pétersb. 5: 520, p. p.; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3: 209, p. p., quoad pl. cauc. — *P. farinosa* var. *longiscapa* (Ledeb.) C. Koch, 1843, Linnaea, 17: 308; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1: 103. — *P. farinosa* var. *armena* C. Koch, 1843, l. c.: 307; Кузн. 1901, цит. соч.: 96. — *P. farinosa* var. *caucasica* C. Koch et var. *longifolia* C. Koch, 1843, l. c.: 307. — *P. caucasica* (C. Koch) C. Koch, 1850, Linnaea, 23: 614; Гроссг. 1932, цит. соч.: 209. — *P. algida* Adams var. *albofarinosa* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 233. — *P. algida* (Adams) Trautv. 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 9: 391; Кузн. 1901, цит. соч.: 92. — *P. ossetica* Kusn. 1901, цит. соч.: 112; Гроссг. 1932, цит. соч.: 208; Фед. 1952, Фл. СССР, 18: 156; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7: 162; Сахок. и Хуцишвили, 1975, Консп. фл. высш. раст. Хеви: 119; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2: 285. — *P. algida* Adams var. *armena* (C. Koch) Pax, 1905, in Engler, Pflanzenr. 22 (4, 237): 73.

Описан с Северного Кавказа («Habitat in Alpibus Caucasi septentrionalis») (?).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Ю. Караб.

Указан для ЦЗ: Лори.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан. (Федоров, 1973: 32).

Сев., Юго-Зап. (Турция, сев. Иран, сев. Ирак, Афганистан), Ср. и Центр. Азия.

P. ossetica Kusn. — очень редко встречающаяся в популяциях *P. algida* крупноцветковая форма с диаметром отгиба венчика 15—20 мм. Кроме Осетии она изредка встречается и в Балкарии (Суук-ауз, 2600 м, Е. и Н. Буш; Рцывашки и др.). Как элемент внутрипопуляционной изменчивости, *P. ossetica* не заслуживает ранга выше разновидности.

15. *P. farinifolia* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6:236. — *P. darialica* Rupr. 1863, l. c.: 236; Boiss. 1879, Fl. Or. 4:30; Липск. 1899, Фл. Кавк. : 386; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3:208; Фед. 1952, Фл. СССР, 18:157; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7:45; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7:164; Очиаури, 1981, Консп. фл. Пирик.-Хевс.: 78; Сахок. и Хуцишвили, 1975, Консп. Фл. высш. раст. Хеви: 118; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2:285. — *P. darialica* Rupr. var. *typica* Kusn., var. *farinifolia* (Rupr.) Kusn., var. *chewsurica* Kusn. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:109—110. — *P. zeylamica* Char. et Kapell. 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17:136, ead. 1952, Фл. Груз. 7:43, descr. georg.; Смольян. 1967, цит. соч.: 164; Галушко, 1980, цит. соч.: 285.

Описан с Восточного Кавказа («nur in der oberen Waldregion des ostlichen Caucasus an vielen Orten, deren absolute Hohe 1100 bis 600 Toisen»). Лектотип (Федоров, 1949, in sched. herb. LE): «Caucasus orient. Dagestania superior montosa, ad junctionem fl. Orizchale [et] Ilan-chewi, 18 Aug. 1860, Ruprecht» (LE!).

ЦК: В. Тер. (*P. darialica* Rupr.); ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Пшавская Арагва).

Эндемик.

Из известных нам отечественных авторов лишь Н. И. Кузнецов (1901:110) сомневался в видовом различии *P. darialica* и *P. farinifolia* («Я не могу найти устойчивых признаков для видового разграничения *P. darial.* от *P. farinif.* и предпочитаю рассматривать эти две формы как разновидности одного и того же сборного в.»). Мы вслед за Кузнецовым не считаем их таксонами видового ранга: различия их аналогичны различиям *P. algida* var. *armena* (с мучнистым налетом на листьях) и var. *algida* (без налета). *P. zeylamica* представляет собой короткочерешковую форму *P. farinifolia* с обильным белым (в отличие от *P. algida*) мучнистым налетом на листьях. Оба последних таксона встречаются на западной границе ареала *P. farinifolia* и, судя по числу представленных в гербарии экземпляров, значительно реже.

Sect. 5. *Oreophlomis* Rupr.

16. *P. auriculata* Lam. 1791, Tabl. Encycl. Meth. 1:429, id. 1791, Ill. Gen. 1:429, N 1931. — *P. auriculata* Lam. var. *caucasica* Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3:12. — *P. longifolia* Curt. 1797, Curtis's Bot. Mag. 4:392; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1:139, p. p. — *P. pycnorrhiza* Ledeb. 1847, l. c.: 11. — *P. macrophylla* C. Koch, 1850, Linnaea, 23:615. — *P. glacialis* Adams ex Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6:228. — *P. auriculata* Lam. var. *glacialis* (Rupr.) Boiss. 1879, Fl. Or. 4:28; Липск. 1899, Фл. Кавк.: 386. — *P. auriculata* Lam. subsp. *pycnorrhiza* (Ledeb.) Wendelbo, 1965, in Rech. fil. Fl. Iran. 9: 10.

Описан с Востока («Ex Oriente»). Тип (sec. Wendelbo, 1965:9): «Cultis e seminibus a Michaux in M. Alvand prope Hamadan in Persia occidentali lectis» (P).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Севан., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ВК: В. Сулак., Ман.-Самур. (Кузнецов, 1901:106; Смольянинова, 1967:166, карта 177; Галушко, 1980:285); ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ЮЗ: Нах., Ю. Караб. (Гроссгейм, 1932:208; Капеллер, 1952:44; Прилипко, 1957:27).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, сев. Ирак, Афганистан).

17. *P. luteola* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6:233.

Описан с Восточного Кавказа («Tuschetien ... an nassen, quelligen Orten oder kleinen Sumfen, in der alpinen Region von 1300 Toisen bis 1000 Toisen in der obere Waldregion ... in Gemeinde Dido, auf der Südseite des Toisen»). Лектотип (Ан. А. Федоров, 1949, in sched. herb. LE; он же, 1952:185): «Caucasus orient. Dagestania superior montosa. Inter Kidero et Kituri, 1250—1270 hexap. Ruprecht, 1860, 12 Aug.» (LE!).

ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

18. *P. tournefortii* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6:230. — *P. auriculata* f. *tournefortii* (Rupr.) Kusn. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:108. — *P. auriculata* auct. non Lam.: Boiss. 1879, Fl. Or. 4:28; Wendelbo, 1965, in Rech. fil., Fl. Iran. 9:8; Фед. 1973, Фл. Арм. 6:32.

Описан с «Востока». Тип: «Primula veris orientalis caule altissimo folio angustissimo, flore umbellato purpureo: Tourn. Coroll. 1719 p. 5. Herb. Vaillant von Ventenat» (? P). Паратипы: «In Persiae prov. Ghilan, Hablitzl, Herb. Gmel. jun.; Armenien, Aucher-Eloy; Persien, Kotschy; Taurus, Kotschy».

ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев. Иран).

19. *P. bayernii* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6:238. — *P. nivalis* var. *bayernii* (Rupr.) Regel, 1874, Тр. Петерб. бот. сада, 3:136; Липск. 1899, Фл. Кавк.:386; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:113. — *P. nivalis* auct. non Pall.: Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3:10, p. p. — *P. nivalis* var. *farinosa* auct. non (L.) Schrenk: Boiss. 1879, Fl. Or. 4:28.

Описан по материалам из Центрального и из Восточного Кавказа («Auf der Nordseite des Passes über das Archotisgebirge... 28 VI 1861, Bayern», «Ossetien, am Rande des Gletschers von Zei», «Beisteigung des Kasbek, 1—7 Sept, 1500, Toisen»).

Лектотип (Федоров, 1952:191): «Chewsuria. Regio alpina, prope nivei ad fontes fl. Archot, in via a Roschki[o]ni ad Quiris-zminda, in latere boreali jugi Archotensi, in terra nigra, haud uliginosa, detexit Bayern 28 Juli 1861» (LE!).

ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.

Указан для ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Инг.-Рион. (Кузнецов, 1901:114; Федоров, 1952:191; Смольянинова, 1967:166).

Эндемик.

2. *Sredinskya* (Stein.) Fed.

1. *S. grandis* (Trautv.) Fed. 1951, Бот. мат. (Ленинград), 13:201. — *Primula grandis* Trautv. 1866, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 10:395; Липск. 1899, Фл. Кавк.:386.

Описан из Западного Закавказья (Сванетии). Тип: «Dadiasch, 23 VI 1865, G. Radde» (LE!).

ЦК: Малк.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.

Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Галушко, 1980:286).

Эндемик.

3. *Androsace* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Многолетники . . . . 2.
— Одно-двулетники . . . . 3.
2. Листья опушены только по краю, без кисточки волосков на концах; стрелка, листочки обертки, чашечки имеют кроме простых стебельчатые железистые волоски . . . . 2. *A. chamaejasme* Wulf.
— Листья густо опушены по всей поверхности или почти голые, кроме кончиков, на которых сохраняется кисточка волосков; в опушении соцветия обычно нет стебельчатых железистых волосков или они редки . . . . 1. *A. villosa* L. . . . . 2a.
 2a. Листья густо опушенные, без киля . . . . 1a. *A. villosa* L. var. *villosa*
 — Листья (все или некоторые) почти голые, снизу килеватые; образуют плотные подушки . . . . 1b. *A. villosa* L. var. *dasyphylla* (Bunge) Kar. et Kir.
3. Цветоножки короче или равны прицветникам . . . . 4.
— Цветоножки длиннее прицветников (по крайней мере, в конце цветения) . . . . 6.
4. Зубцы чашечки короче ее трубки; чашечки при плодах не разрастающиеся . . . . 5.
— Зубцы чашечки длиннее шаровидной трубки; чашечки при плодах сильно разрастаются . . . . 3. *A. maxima* L. . . . 4a.
 4a. Листья и прицветники цельнокрайные . . . . . 3a. *A. maxima* L. subsp. *caucasica* (Grossh.) Fed.
5. Прицветники острые; венчик бело-розовый; чашечка слабо опушена простыми мягкими волосками . . . . 4. *A. albana* Stev.
— Прицветники тупые; венчик розовый; чашечка густо длинно опушенная . . . . ?*A. wiedemannii* Boiss.
6. Цветоножки в 2—4 раза длиннее прицветников; двулетники . . . . 7.
— Цветоножки во много раз длиннее прицветников, почти равны стрелке или в 2—3 раза ее короче; однолетники . . . . 9.

7. Чашечка опушенная короткими жесткими, разветвленными на концах волосками; отгиб 5—6 мм, розовый . . . . 5. *A. armeniaca* Duby
— Чашечка голая . . . . 8.
8. Цветоножки нитевидные, в 2—4 раза превосходят крупные прицветники; венчики крупные; растения голые, но по краю листьев мелкощетинистые . . . . 7. *A. intermedia* Ledeb.
— Цветоножки толстые, в 1.5—2.0 раза превосходят прицветники; венчики мелкие (с отгибом 6—7 мм в диам.); растения мелкоопушенные редкими ветвистыми волосками, по краю листьев голые . . . . 6. *A. raddeana* Somm. et Levier
9. Прицветники 2—3 мм дл.; венчик крупнее чашечки, с отгибом 4—5 мм в диам., белый; цветоножки в 2—4 раза короче цветочной стрелки . . . . 8. *A. septentrionalis* L.
— Прицветники 4—8 мм дл.; венчик короче чашечки, белый, с отгибом 1.5—2.0 мм в диам.; цветоножки (после цветения) почти равны стрелке . . . . 9. *A. elongata* L.

Sect. 1. *Chamaejasme* C. Koch

1. *A. villosa* L. 1753, Sp. Pl.: 142. — *A. barbulata* Ovcz. 1952, Фл. СССР, 18: 728, 225; Прил. 1957, Фл. Азерб. 7: 28; Сахок. и Хуцишвили, 1975, Консп. фл. высш. раст. Хеви: 117; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2: 286; Воробьева и Конон. 1991, Фл. Теберд. зап.: 92.

Описан по материалам из Альп и Пиринеев.

1a. *A. villosa* var. *villosa*. — *A. penicellata* Schott, Nyman et Kotschy, 1854, Analect. Bot.: 18; Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 13, cum auct. Schott. — *A. arachnoidea* Schott, Nyman et Kotschy, 1854, l. c.: 17; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7: 53; Смольян. 1967, Фл. Кавк. 7: 169. — *A. villosa* var. *arachnoidea* (Schott, Nyman et Kotschy) Knuth, 1905, Pflanzenr. 22 (4, 237): 193; Смольян. 1973, Фл. Арм. 6: 37.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Шивр., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ЗК: В. Куб. (Кузнецов, 1901: 122; Смольянинова, 1967: 170, карта 180); ЦЗ: Лори.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Дар. (Прилипко, 1957: 28; Смольянинова, 1967: 169; она же, 1973: 37); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980: 286); для всех районов Кавказа (Липский, 1899: 384).

1b. *A. villosa* var. *dasyphylla* (Bunge) Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15: 249. — *A. dasyphylla* Bunge, 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1: 218. — *A. odoratissima* Schreb. 1766, Icon. Descr. Pl. Decas, 1: 7—8, tab. 4. — *A. olympica* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 1, 4: 37—38; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7: 52. — *A. villosa* var. *congesta* Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 14; Липск. 1899, Фл. Кавк.: 384.

Описан с Алтая.

ЗК: Бело-Лаб.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан.

Ареал вида: Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср., Центр., Южн., Вост. Азия.

2. *A. chamaejasme* Wulf. 1787, in Jacq. Collect. Bot. 1: 194; Host, 1797, Syn. Pl. Austr.: 95. — *A. lehmanniana* Spreng. 1817, Isis, 1, 9, n° 162: 1289, tab. 9; Шишк. и Бобр. 1952, Фл. СССР, 18: 232; Сахок. и Хуцишвили, 1975, Консп. фл. высш. раст. Хеви: 117; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2: 288; Очиаури, 1981, Консп. фл. Пирик.-Хевс.: 77; Воробьева и Конон. 1991, Фл. Теберд. зап.: 92.

ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум. (Кузнецов, 1901: 126—127; Капеллер, 1952: 54; Танфильев, Кононов, 1987: 79); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Прилипко, 1957: 29); ЮЗ: Севан. (Смольянинова, 1973: 39); для альпийских областей всего Кавказа (Липский, 1899: 384).

Европа; Сев., Юго-Зап. (? Турция), Центр., Южн., Вост. Азия; Северная Америка.

Sect. 2. *Megista* Schlecht.

3. *A. maxima* L. 1753, Sp. Pl.: 141.

Описан из Франции.

3a. *A. maxima* subsp. *caucasica* (Kusn. ex Grossh.) Fed. 1972, в Тахт. и Фед., Фл. Ерев.: 136. — *A. maxima* L. var. *caucasica* Kusn. ex Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3: 210; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1: 141, nom. provis. — *A. turczaninowii* auct. non Freyn: Шишк. и Бобр. 1952, Фл. СССР, 18: 242, quoad pl. caucas.; Прилип. 1957, Фл. Азерб. 7: 31; Сахок. и Хуцишвили, 1975, Консп. фл. высш. раст. Хеви: 118; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2: 286.

Описан с Кавказа. Лектотип (Меницкий, h. l.): «In Armenia ruthenica prope Etschmiadsin legit Dr. Koch, 1837, N 410» (LE!).

ЗП: Аз.-Куб.; ВП; ЗК: Бело-Лаб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап-Гел.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Шенв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Смольянинова, 1967 : 172, карта 185); ВЗ: Иорск.-Шек. (Прилипко, 1957 : 31); ЮЗЗ: Араг. (Смольянинова, 1973 : 39); для всех не лесных районов Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987 : 80).

Ареал подвида: Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Sect. 3. *Androsace*

4. *A. albana* Stev. 1812, Mem. Soc. Nat. Moscou, 3 : 255. — *A. longifolia* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 610. — ? *A. bidentata* C. Koch, 1850, l. c. : 610 (fide Ovcz. in herb. LE); Шишк. и Бобр. 1952, Фл. СССР, 18 : 237. — *A. wiedemannii* auct. non Boiss.: Шишк. и Бобр. 1952, Фл. СССР, 18 : 237, pro syn. *A. bidentata* C. Koch; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7 : 55; Смольян. 1967, Фл. Кавк. 7 : 170 (pro spec.).

Описан с Восточного Кавказа. Тип: «Schahdagh, 1810, Steven» (H?).

ЗК: Бело-Лаб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак, Кубин. (тип); ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.

Указан для ЗК: Уруп-Теб.; ВК: Ассо-Арг.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх. (Кузнецов, 1901 : 129; Капеллер, 1952 : 55; Смольянинова, 1967 : 170, карта 181; Галушко, 1980 : 288; Воробьева, Кононов, 1991 : 92).

Юго-Зап. Азия (сев. Турция, сев. Иран).

•5. *A. armeniaca* Duby, 1844, in DC. Prodr. 8 : 52.

Описан из Турции. Тип: «In montibus Armeniae circa Erzeroum, Aucher» (G).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг.

Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг. (Кузнецов, 1901 : 131; Смольянинова, 1967 : 170, карта 182; она же, 1973 : 41).

Юго-Вост. Европа (Балканы); Юго-Зап. Азия (Турция, зап. Иран).

6. *A. raddeana* Somm. et Levier 1893, Тр. Петерб. бот. сада, 13, 1 : 49. — *A. caucasica* Somm. et Levier, 1892, Gard. Chron. 2 : 399, nom. nud.

Описан по образцам, выращенным в Женеве из семян, собранных с западных склонов Эльбруса: «...in excelsioribus alpinis montis Elbruz occid. supra moles glaciales pontium rivi Kukurtli 3400—3500 m ... 10 IX 1890 [Sommier et Levier]» (FI?).

ЗК: В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг.

Указан для ЗК: Уруп-Теб.; ВК: Кубин.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах. (Кузнецов, 1901 : 133; Капеллер, 1952 : 57; Прилипко, 1957 : 30; Галушко, 1980 : 288).

Эндемик.

7. *A. intermedia* Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3 : 20. — *A. armeniaca* auct. non Duby: Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 15.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «In rupestribus reg. subalpini Guriae, Nordmann.» (LE!).

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.

Юго-Зап. Азия (Турция).

8. *A. septentrionalis* L. 1753, Sp. Pl. : 142.

Описан из Северной Европы.

ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак, Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ЗК: Уруп-Теб.; ВК: Ассо-Арг. (Капеллер, 1952 : 57; Галушко, 1980 : 288).

Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция), Ср., Центр., Южн., Вост. Азия; Северная Америка.

9. *A. elongata* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2: 1668.
Описан из Германии.
ЗП; ВП: Тер.-Сулак; ЦК: В. Кум.; ЗЦ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев.; Т.
Указан для ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Кузнецов, 1901 : 137; Капеллер, 1952 : 58; Смольянинова, 1967 : 172, карта 183; Сахокия, Хуцишвили, 1975 : 117; Галушко, 1980 : 288; Танфильев, Кононов, 1987 : 80); ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб. (Капеллер, 1952 : 58; Прилипко, 1957 : 31; Смольянинова, 1973 : 44).
Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Центр., Вост., Южн. Азия.

Tribus 2. *Samoleae* Reichenb.

4. *Samolus* L.

1. *S. valerandi* L. 1753, Sp. Pl.: 171.
Описан из Европы.
ЗП; ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Мегр.-Зан.; Т.
Указан для ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сулак. (Смольянинова, 1967 : 182, карта 194; Галушко, 1980 : 288; Танфильев, Кононов, 1987 : 80); ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев. (Кузнецов, 1901 : 144; Смольянинова, 1973 : 45); для всех районов Кавказа (Липский, 1899 : 383).
Европа; Средиз.; Юго-Зап., Южн., Вост. Азия.

Tribus 3. *Lysimachieae* Reichenb.

5. *Lysimachia* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Цветки 3—4 мм дл., бело-розовые . . . . 5. *L. fortunei* Maxim.
— Цветки 6—23 мм дл. . . . . 2.
2. Венчик розовый . . . . 4. *L. dubia* Soland.
— Венчик желтый . . . . 3.
3. Стебли ползучие . . . . 4.
— Стебли прямые . . . . 5.
4. Голые растения; листья яйцевидно-округлые . . . . 1. *L. nummularia* L.
— Коротковолосистые растения; листья округлые . . . . 6. *L. japonica* Thunb.
5. Доли чашечки с красной каймой, яйцевидно-ланцетные; цветки в метельчатых соцветиях . . . . 3. *L. vulgaris* L.
— Доли чашечки без красной каймы, линейно-ланцетные; цветки в пазушных мутовках . . . . 2. *L. verticillaris* Spreng.

Sect. 1. *Nummularia* (Hill) Klatt

1. *L. nummularia* L. 1753, Sp. Pl.: 148.
Описан из Европы.
ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; ВК: Ассо-Арг.
Указан для ЗП; ЦК: Малк., В. Тер. (Кузнецов, 1901 : 156; Смольянинова, 1967 : 178; Галушко, 1980 : 289; Танфильев, Кононов, 1987 : 80); для всех районов Кавказа (Липский, 1899 : 384).
Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 2. *Verticillatae* Knuth

2. *L. verticillaris* Spreng. 1807, Mant. Prim. Fl. Hal.: 36. — *L. verticillata* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 141. — *L. punctata* var. *verticillata* (Bieb.) Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 9; Липск. 1899, Фл. Кавк.: 384; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1: 149.

Описан из Крыма.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980: 289); всех районов Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987: 80); СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб. (Кузнецов, 1901: 151; Капеллер, 1952: 63; Прилипко, 1957: 33; Смольянинова, 1967: 178, карта 188; она же, 1973: 49); для всех районов Кавказа (Липский, 1899: 384).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Sect. 3. *Lysimachia*

3. *L. vulgaris* L. 1753, Sp. Pl.: 146.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Занг.

Указан для ВП: Тер.-Кум.; ЗК: В. Куб. (Смольянинова, 1967: 179, карта 190); для всех районов Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987: 80); ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек. (Кузнецов, 1901: 156; Капеллер, 1952: 62; Смольянинова, 1967: 179); для всех районов Кавказа (Липский, 1899: 384).

Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср., Центр. и Вост. Азия; Северная Америка.

Sect. 4. *Ephemerum* Duby

4. *L. dubia* Sol. 1789, in Ait. Hort. Kew. ed. 1: 199.

Описан по культивировавшемуся экземпляру, собранному, по-видимому, в Малой Азии («Levant»).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Н. Кур.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ВП; ЦК: В. Тер.; ВК: В. Сулак (Смольянинова, 1967: 179, карта 189; Галушко, 1980: 289); ЗЗ: Адж.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан. (Кузнецов, 1901: 1967; Капеллер, 1952: 61; Прилипко, 1957: 34; Смольянинова, 1967: 179); для всех районов Кавказа (Липский, 1899: 384).

Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср. Азия.

5. *L. fortunei* Maxim. 1868, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 12: 68.

Описан из Японии.

ЗЗ: Адж. («Аджария, Чаква, чайные плантации, 16 IX 1927, А. Макашвили», LE!). Заносное.

Вост. Азия.

Sect. 5. *Cilicina* Klatt

6. *L. japonica* Thunb. 1784, Fl. Jap.: 83.

Описан из Японии.

ЗЗ: Адж. (заносное).

Центр., Южн., Вост. Азия.

6. *Asterolinon* Hoffmgg. et Link

1. *A. linum-stellatum* (L.) Duby, 1844, in DC. Prodr. 8:68. — *Lysimachia linum-stellatum* L. 1753, Sp. Pl.: 148; Wendelbo, 1965, in Rech. f. Fl. Iran. 9:32; Leblebici, 1978, Fl. Turk. 6:138. — *Asterolinon stellatum* Hoffmgg. et Link, 1809, Fl. Port. 1:333.

Описан из Франции.

ЗЗ: Абх. (Гагры, мыс Пицунда); ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур. (Прилипко, 1957:36).

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Сирия, Ирак).

7. *Naumburgia* Moench

1. *N. thyrsiflora* (L.) Reichenb. 1831, Fl. Germ. Excurs.: 410. — *Lysimachia thyrsiflora* L. 1753, Sp. Pl.: 147. — *Naumburgia guttata* Moench, 1802, Meth. Suppl.: 23.

Описан из Европы.

ЦК: Малк. («КБАССР, ущ. Черек Балкарский, по увлажненным местам правого притока Чер.-Балкарского Тютю-су близ кордона 1 КБ ВГЗ, 16 VI 1985, С. Шхагапсоев»).

Сев., Центр., Вост. Европа; Сев., Ср., Центр., Южн., Вост. Азия; Северная Америка.

Tribus 4. *Glauceae* Fed.

8. *Glaux* L.

1. *G. maritima* L. 1753, Sp. Pl.: 207.

Описан из Европы.

ЗП: Аз.-Куб.; ЮЗ: Ерев., Севан.; Т.

Указан для ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур. (Липский, 1899:383; Смольянинова, 1967:180, карта 191; Галушко, 1980:289); ЗЗ: Абх.; ЮЗ: Нах. (Прилипко, 1957:35; Смольянинова, 1967:180).

Умеренная Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Юж., Вост. Азия; Северная Америка.

Tribus 5. *Anagallideae* Reichenb.

9. *Anagallis* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНОВИДНОСТЕЙ

1. Доли околоцветника красные, с железками на краях .... 1a. *A. arvensis* L. var. *arvensis*.
— Доли околоцветника синие, часто без железок .... 1b. *A. arvensis* L. var. *caerulea* (L.) Gouan.

1. *A. arvensis* L. 1753, Sp. Pl.: 148.

Описан из Европы.

1a. *A. arvensis* L. var. *arvensis*. — *A. arvensis* L. var. *phoenicea* Gouan, 1765, Fl. Monsp.: 29; Willd. 1797, Sp. Pl. 1, 2:822; Ledeb. 1847—49, Fl. Ross. 3, 1:29; Boiss. 1879, Fl. Or. 4:6; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1:159. — *A. phoenicea* (Gouan) Scop. 1772, Fl. Carn., ed. 2, 1:139; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3:213; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7:64. — *A. arvensis* L. subsp. *phoenicea* (Gouan) Vollm. 1904, Ber. Bayer. Bot. Ges. 9:44; Schinz u. Keller, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 5, 3:1869.

ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЦК: Малк., В. Тер. (Галушко, 1980:289; Танфильев, Кононов, 1987:89); ЦЗ: Лори.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; всех районов Грузии (Лачашвили, 1985:88); ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Мегр.-Зан. (Капеллер, 1952:64; Смольянинова, 1967:181, карта 192; Федоров, 1973:52); для всех районов Кавказа (Липский, 1899:383).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Сирия, Турция, Ирак, Иран, Афганистан), Южн. и Вост. Азия.

1b. *A. arvensis* var. *caerulea* (L.) Gouan, 1765, Fl. Monsp.: 30; Ledeb. 1847—49, Fl. Ross. 30, 1: 30; Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 6; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1: 160; Фед. 1973, Фл. Арм. 6: 52; Leblebici, 1978, Fl. Turk. 6: 140. — *A. caerulea* L. 1759, Amoen. Acad. 4: 479; Schrad. 1771, Spic. Fl. hips.: 5; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 143; Гроссг. 1932, Фл. Кавк., 3: 213; Горшк. 1952, Фл. СССР, 18: 277; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7: 64; Прил. 1957, Фл. Азерб. 7: 37; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7: 181. — *A. foemina* Mill. 1769, Gard. Dict., ed. 8: n° 2; Leblebici, 1978, Fl. Turk. 6: 141; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2: 289; Фед. 1981, Фл. евр. ч. СССР, 5: 85; Гагнидзе и Кем.-Нат. 1985, Бот. геогр. и фл. Рача-Лечх.: 97. — *A. arvensis* L. subsp. *caerulea* (L.) Vollm. 1904, Ber. Bayer. Bot. Ges. 9: 44; Schinz. et Keller, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 5, 3: 1870; Тахт. и Фед. 1972, Фл. Ерев.: 136.

Описан из Франции.

ЗП; ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ВП: В. Ставр.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: Малк.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак (Капеллер, 1952: 65; Галушко, 1980: 289); ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; всех районов Грузии (Лачашвили, 1985: 89); ЮЗ: Севан., Дар. (Кузнецов, 1901: 161; Капеллер, 1952: 65; Смольянинова, 1967: 181, карта 193; Федоров, 1973: 52).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Вост. Азия.

Tribus 6. *Cyclamineae* (Reichenb.) Pax

10. *Cyclamen* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Чашелистики яйцевидные, зубчатые; клубни со всех сторон покрыты корнями . . 1. *C. europaeum* L.
— Чашелистики ланцетные, острые, цельнокрайные; клубни с корнями только у основания . . . . 2.
2. Листья почковидные, к верхушке не суженные, с неясным белым рисунком . . . . . . 2. *C. coum* Mill.
— Листья яйцевидно-треугольные, сверху суженные, обычно с ясным рисунком . 3. *C. vernum* Sweet 3.
3. Лепестки розовые или белые с розовыми пятнами, эллиптические; листья с нерезким белым рисунком, с неоттянутой или неясно оттянутой верхушкой . . . . 3a. *C. vernum* Sweet var. *vernum*.
— Лепестки белые (кроме основания), крупные, яйцевидно-широкоэллиптические; листья с очень резким белым рисунком, цельнокрайные, крупные, с оттянутой верхушкой . . . . 3b. *C. vernum* Sweet var. *abchasicum* (Medw. ex Kusn.) comb. nov.

Sect. 1. *Cyclamen*

1. *C. europaeum* L. 1753, Sp. Pl.: 145, non Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 140 (= *C. vernum* Sweet). — *C. europaeum* L. var. *ponticum* Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2: 254. — *C. europaeum* L. var. *colchicum* Albov, 1895, Тр. Тифл. бот. сада, 1, Дополн.: 166; Липск. 1899, Фл. Кавк.: 384. — *C. colchicum* (Albov) Albov, 1898, Wien. Ill. Gartenzeit. 23: 7; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7: 175; Гагнидзе и Кем.-Нат. 1985, Бот. геогр. и фл. Рача-Лечх.: 98. — *C. europaeum* L. subsp. *ponticum* (Albov) O. Schwarz, 1938, Gartenfl.: 11. — *C. ponticum* (Albov) Pobed. 1948, Бот. журн. СССР, 33, 2: 223; она же, 1952, Фл. СССР, 18: 281; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7: 69.

Описан из Европы.

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.

Центр., Южн., Юго-Вост. Европа.

Sect. 2. *Psilanthum* O. Schwarz

2. *C. coum* Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8: n° 6. — *C. coum* Mill. subsp. *hiemale* (Hildebr.) O. Schwarz, 1955, Feddes Repert. 58, 1—3: 249. — *C. coum* Mill. var. *coum* Meikle, 1978, Fl. Turk. 6: 132.

Описан по культивировавшемуся материалу, происходившему, по-видимому, с о-ва Кос Эгейского моря.

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция).

3. *C. vernum* Sweet 1823, Brit. Flow. Gard. 1 : tab. 9. — *C. vernale* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 308.

Описан, по-видимому, из Грузии. Лектотип: (Победимова, 1949, in sched. herb. LE): Sweet, 1823, l. c. tab. 9 (Foto — LE!).

3a. *C. vernum* Sweet var. *vernum*. — *C. europaeum* var. *caucasicum* C. Koch, 1850, Linnaea, 23 : 619. — *C. elegans* Boiss. et Buhse, 1857, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 30 : 327; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 214; Побед. 1952, Фл. СССР, 18 : 289; Прил. 1957, Фл. Азерб. 7 : 39; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7 : 177. — *C. coum* var. *ibericum* (? Stev.) Boiss. 1875, Fl. Or. 4 : 11; Кузн. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1 : 166. — *C. ibericum* Stev. in sched. herb. B; Липск. 1899, Фл. Кавк. : 384; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. 3 : 214. — *C. vernum* Sweet var. *caucasicum* (C. Koch) O. Schwarz, 1938, Gartenfl. n. s., 1 : 20. — *C. adzharicum* Pobed. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 189; она же, 1952, Фл. СССР, 18 : 288; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7 : 67; Смольян. 1967, Фл Кавк., изд. 2, 7 : 176; А. Дмитр. 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 2 : 129. — *C. coum* subsp. *caucasicum* (C. Koch) O. Schwarz, 1955, Feddes Repert. 58 : 250; Wendelbo, 1965, in Rech. fil., Fl. Iran. 9 : 30. — *C. coum* var. *caucasicum* (C. Koch) Meikle, 1978, Fl. Turk. 6 : 133. — *C. europaeum* auct. non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 140.

ВК: Кубин.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; Т.

Указан для ЦЗ: Лори (Гроссгейм, 1932 : 214); ВЗ: Мург.-Муровд. (Федоров, 1973 : 56).

Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран).

3b. *C. vernum* Sweet var. *abchasicum* (Medw. ex Kusn.) Menits. comb. nov. — *C. coum* var. *abchasicum* Medw. ex Kusn. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1 : 167. — *C. abchasicum* (Kusn.) Kolak. 1948, Фл. Абх. 3 : 274; Побед. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 194; она же, 1952, Фл. СССР, 18 : 288; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7 : 67; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7 : 176; Лачашв. 1985, Фл. Груз., изд. 2, 10 : 95 — *C. circassicum* Pobed. 1948, Бот. журн. СССР, 32, 2 : 226; она же, 1952, Фл. СССР, 18 : 285; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7 : 175. — *C. calcareum* Kolak. 1949, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 3 : 83; Капелл. 1952, Фл. Груз. 7 : 69; Гагнидзе и Кем.-Нат. 1985, Бот. геогр. и Фл. Рача-Лечх. : 98.

Описан из Абхазии («Окр. Сухума. Медв.») (Лектотип — TBI ?).

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.

Эндемик.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника. Ставрополь, 1991. 135 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д, 1980. Т. 2. 328 с.

Гвинианидзе З. Primulaceae (роды *Androsace, Lysimachia*) // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1985. Т. 10. С. 70—80, 82—83. (На груз. яз.).

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис; Эривань, 1932. Т. 3. 405 с.

Давлианидзе М. Primulaceae (роды *Primula, Sredinskya*) // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1985, Т. 10. С. 43—70. (На груз. яз.).

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси, 1990. Т. 2. 278 с.

Лачашвили И. Primulaceae (роды *Samolus, Anagallis*) // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1985. Т. 10. С. 80—82, 87—89. (На груз. яз.).

Капеллер О. Primulaceae Endl. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 7. С. 19—69. (На груз. яз.).

Кузнецов Н. Ord. I. *Primulaceae*. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1901. Т. 4. Ч. VI. Вып. 1. С. 49—170.

Липский В. И. Флора Кавказа. СПб., 1899. 300 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси, 1981. 120 с.

Прилипко Л. И. Primulaceae Vent. — Первоцветные // Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. С. 14—39.

Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского р. Грузинской ССР). Тбилиси, 1975. 205 с.

Смольянинова Л. И. Primulaceae Vent. // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 152—182.

Смольянинова Л. И. Primulaceae // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1973. Т. 6. С. 40—107.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Федоров Ан. А. Сем. Первоцветные — *Primulaceae* Vent. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 108—292.

Федоров Ан. А. Primulaceae. Первоцветные // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1973. Т. 6. С. 20—56.

Wendelbo P. Primulaceae // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1965. Lfg. 9. 37 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 XI 1999

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 581.3

© Н. А. Жинкина, О. Н. Воронова

К МЕТОДИКЕ ОКРАСКИ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

N. A. ZHINKINA, O. N. VORONOVA. ON STAINING TECHNIQUE OF EMBRYOLOGICAL SLIDES

Приведена модифицированная методика окраски постоянных препаратов железным гематоксилином, проверенная на разных объектах. Ее преимущества: быстрота приготовления и долговечность полученных препаратов, информативность, возможность получения качественных рисунков и микрофотографий.
Ключевые слова: методика окраски, постоянные препараты, гематоксилин.

Эта статья представляет собой продолжение методических разработок, которые ведутся на протяжении ряда лет в Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Камелина и др., 1991, 1992).

В процессе работы была изменена методика окраски постоянных препаратов гематоксилином по Гейденгайну, описанная ранее в литературе (Прозина, 1960; Дженсен, 1965; Паламарчук, Веселова, 1969). Гематоксилин — один из наиболее распространенных красителей, используемых в ботанической микротехнике, был введен в употребление W. Waldeyer (1882, цит. по: Ромейс, 1953). Этот краситель получается посредством эфирной вытяжки из кампешевого дерева и представляет собой бесцветные кристаллы, растворимые в горячей воде, глицерине и спирте. Свежеприготовленные растворы не проявляют красящей способности, она появляется спустя несколько недель, после «созревания», которое выражается в окислении гематоксилина в гематеин ($C_{16}H_{14}O_6 \cdot 3H_2O \rightarrow C_{16}H_{12}O_6$). Сильные окислители, введенные в раствор, могут значительно ускорить этот процесс (Фрайштат, 1980).

Следует отметить, что даже полностью созревший раствор гематоксилина еще не окрашивает тканей. Гематоксилин представляет собой краситель, несущий лишь слабый отрицательный заряд. Гематеин же имеет изоэлектрическую точку при pH 6.5. Образование гематеинового лака происходит под влиянием таких электролитов, как железные или калийные квасцы, когда идет сильная положительная перезарядка красителя. Поскольку большая часть отрицательно заряженных участков клетки приурочена к хромосомам, гематоксилин их прекрасно окрашивает. Вместе с тем хорошо окрашиваются ядрышки, митохондрии, клеточные гранулы, фибриллы (Ромейс, 1953; Роскин, Левинсон, 1957; Дженсен, 1965).

В качестве дифференцирующего агента пользуются тем же раствором, что и для протравливания препарата. В зависимости от требований, предъявляемых к препарату, время дифференцировки может быть различным. Например, для подсчета хромосом препарат можно оставить более интенсивно окрашенным, для изучения их морфологии препарат следует обесцветить несколько сильнее. Для эмбриологических препаратов обычно рекомендуется последующая подкраска эозином с целью выявления цитоплазмы и четких границ клеток (Прозина, 1960; Паламарчук, Веселова, 1969; Паушева, 1980). Мы же предлагаем после железного гематоксилина использовать для подкраски алциановый синий.

Алциановый синий является водорастворимым фталоцианином, предшественником нерастворимого красителя моностралевого прочного голубого (Фрайштат, 1980).

Применение растворов алцианового синего в качестве специфического красителя на муцины было предложено H. F. Steedman (1950, цит. по: Пирс, 1956). Алциановый синий окрашивает кислые мукополисахариды муцинов эпителиальной и соединительной ткани, но не окрашивает большинство мукопротеидов (Пирс, 1956). У растительных объектов, кроме того, окрашивается каллоза, клеточные оболочки, оболочка пыльцевых зерен и некоторые другие компоненты (Батыгина, 1987).

Предварительная обработка материала

Материал для исследования фиксируется смесью FAA (100 мл 70%-ного этилового спирта + 7 мл 40%-ного продажного формалина + 7 мл ледяной уксусной кислоты). В этом фиксаторе материал находится в течение недели и более в зависимости от величины объекта. Для дальнейшей обработки материал тщательно отмывается 70%-ным спиртом (при необходимости — несколько смен до полного исчезновения запаха уксусной кислоты), обезвоживается серией спиртов повышающейся концентрации, далее проводится через смеси спирта и хлороформа (3 смеси: 2 : 1, 1 : 1, 1 : 2), хлороформ и хлороформ с добавлением парафина и заключается в парафин. Процесс постепенного замещения хлороформа парафином в растительных тканях производится в термостате при 60 °C обычно в течение 5—7 дней. О готовности материала можно судить по исчезновению сладковатого запаха у парафина, в котором находится исследуемый материал. Постоянные парафиновые препараты приготавливаются по общепринятой методике.

Приготовление реактивов

Гематоксилин по Гейденгайну или железный гематоксилин. 1 г гематоксилина растворяют в 100 мл дистиллированной воды в круглодонной колбе на водяной бане. При полном растворении гематоксилина жидкость приобретает терракотовый цвет (бордо с желтоватым оттенком). Раствор необходимо несколько раз профильтровать в горячем состоянии (лучше через складчатый фильтр). После того как раствор остынет, его можно сразу использовать для окрашивания препаратов.

Так как данный реактив является водным раствором, то полезно при хранении добавить кристаллик тимола, чтобы предупредить развитие микроорганизмов.

Железо-аммонийные квасцы ($NH_4Fe\ (SO_4)_2 \cdot 12H_2O$), синонимы: железоаммиачные квасцы, сернокислый окисно-железный аммиак, ферраминный сульфат, аммоний-железо (III) сульфат, железо (III)-аммоний сернокислый (Кухтина, 1971; Фрайштат, 1980; Толковый словарь..., 1987). Для использования пригодны только светло-фиолетовые кристаллы, буровато-желтые крошащиеся кристаллы употреблять не следует (Роскин, Левинсон, 1957).

Приготовляют 3%-ный водный раствор: 3 г квасцов растворяют в 100 мл воды. Для ускоренного растворения можно использовать незначительный подогрев, лучше на водяной бане.

Алциановый синий, синонимы: цианал голубой, Alcian blue 8GS, 8GX. Темно-синий порошок, легко растворимый в воде (Фрайштат, 1980).

Используется 0.1%-ный раствор алцианового синего в 3%-ной уксусной кислоте: 100 мг красителя растворяют в 100 мл 30%-ной уксусной кислоты.

Общая схема окраски

1. Толуол — 1, 2, по 15 мин (для снятия парафина со срезов).
2. Спирт 96%-ный — 1, 2, по 15 мин (для удаления толуола).
3. Вода дистиллированная — 1, 2, по 15 мин.
4. Квасцы железо-аммонийные 3%-ный раствор — от 30 мин до 2 ч.
5. Ополоснуть в дистиллированной воде (тщательно) — 5—10 мин.
6. Гематоксилин — от 45 мин до 1 ч.
7. Проточная вода — 10 мин.

8. Ополоснуть в дистиллированной воде — 5—10 мин.
9. Дифференцировка в 3%-ном растворе квасцов — 1—3 мин.
10. Ополоснуть в дистиллированной воде — 5—10 мин.
11. Уксусная кислота — 1 мин.
12. Алциановый синий — 5—15 мин.
13. Уксусная кислота — 1 мин.
14. Спирт 96%-ный — 1, 2, по 15 мин.
15. Спирт 100%-ный — 15 мин.
16. Ксилол — 1, 2, по 15 мин.
17. Бальзам.

Необходимо пояснить, что дифференцировка в квасцах предполагает оценку с помощью микроскопа достаточной интенсивности окрашивания, но при небольшом навыке нужный уровень прокрашивания легко выявляется и невооруженным глазом.

Раствор гематоксилина следует предохранять от попадания в него квасцов. С этой целью каждый препарат необходимо тщательно промывать водой, убирая с него излишки квасцов. После нескольких раз употребления раствор гематоксилина нужно фильтровать от образующегося осадка.

Для окраски удобно иметь 2 цилиндра с 3%-ным раствором квасцов: в одном — квасцы до окраски гематоксилином и в другом — квасцы после окраски.

Весь процесс окраски занимает от 5 до 7 ч.

Препараты, окрашенные по предложенной методике, удобны для исследования, эстетичны. Эта окраска дает возможность получать контрастные черно-белые фотоотпечатки, а также высококачественные цветные фотографии и слайды. Окраска препаратов в спокойной, но достаточно контрастной, серо-голубой гамме не резка для зрения, что дает возможность более тщательно и полно исследовать материал.

Для примера приведены фотографии препаратов пыльцевого зерна *Monarda festulosa* L. (*Lamiaceae*) (табл. I) и семязачатка *Zea mays* L. (*Poaceae*) (табл. II). На препаратах четко выявляются все структурные особенности клеток женских и мужских эмбриональных структур: оболочки (ярко-голубые), каллоза в оболочках микроспороцитов, тетрадах микроспор и мегаспор (от светло-голубой до темно-голубой в зависимости от плотности слоя), цитоплазма клеток (серовато-голубоватая), нитчатый аппарат в синергидах (ярко-синий), оболочки ядер, хроматин и ядрышки (от темно-серого до черного). Хорошо определяется строение оболочки пыльцевого зерна (почти черная интина, прозрачная экзина), орбикулы.

Препараты хорошо сохраняются и длительное время не выцветают.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Хлебное зерно. Л., 1987. 103 с.
Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.
Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. Способ окраски препаратов эмбриологических структур растений: А. с. 1631424 // БИ. 1991. № 8.
Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.
Кухтина Ж. М. Руководство к практическим занятиям по цитологии. М., 1971. 64 с.
Паламарчук И. А., Веселова Т. Д. Изучение растительной клетки. М., 1969. 143 с.
Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
Пирс Э. Гистохимия теоретическая и прикладная. М., 1956. 488 с.
Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1953. 718 с.
Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М., 1957. 468 с.
Толковый словарь по химии и химической технологии. М., 1987. 526 с.
Фрайштат Д. М. Реактивы и препараты для микроскопии. М., 1980. 480 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 XI 1999

SUMMARY

New technique of permanent slide staining is described in details. We suggest successive staining with hematoxylin according to Heidengain and alcian blue and differentiating with 3%-ferroammonium alum (instead of 2%- or 4%-). The whole processing takes 5 to 7 hours. All peculiarities of cell structure in male and female embryonal structures appear quite legible. Slides are well preserved and do not fade during long time. This staining allows obtaining high contrast black-and-white as well as color photos.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

A. Moen. National Atlas Norway: Vegetation. Norwegian Mapping Authority Hønefoss, 1999. 200 p. (**А. Моен. Национальный атлас Норвегии: Растительность.** Хёнефосс, 1999. 200 с.)

T. K. YURKOVSKAYA. *A. MOEN.* NATIONAL ATLAS NORWAY: VEGETATION. 1999

В конце 1999 г. вышел в свет великолепный атлас, изданный в серии выпусков Национального атласа Норвегии. Атлас опубликован в виде книги и содержит 106 карт, из них 104 тематические и 2 справочные («ключевых» по терминологии автора), последние приведены в конце книги. Одна из них — карта Норвегии с названиями всех мест, упомянутых в тексте, и другая — карта Норвегии и сопредельных стран.

Книга прекрасно издана и иллюстрирована. Помимо карт и многочисленных цветных рисунков, профилей и схем она содержит 176 фотографий. Особенно впечатляют фотографии видов растений и растительных сообществ, несколько хуже качество пейзажей, так как преобладающий зеленый цвет плохо передается в печати. Атлас в отличие от многих других подобных изданий снабжен обширным текстом, поэтому его можно рассматривать как ботанико-географическую монографию. Автор этого замечательного произведения, во многих отношениях оригинального, известный ботаник Asbjørn Moen профессор Университета в Трондхейме и сотрудник музея этого университета.

Атлас состоит из 9 разделов и приложений. В последних приведена библиография, список карт, рисунков, таблиц, фотографий; здесь же дан словарь (глоссарий), индекс видов (латынь и английский), общий индекс. Атлас опубликован на английском языке.

Первый, вводный раздел дает общее представление о разнообразии местообитаний в Норвегии, определяющих разнообразие живого мира и раскрывающих основные понятия ботанической географии: регионы и биомы, флора и растительность, флористическая география, география растительности, историческая география растений, а также отмечаются основные особенности данного атласа.

Второй раздел «Окружающая среда растений» содержит 15 карт (климатические, геологические, гипсометрия, четвертичных отложений и т. п.). Отметим, что вместо почвенной карты приведены ареалы почв по богатству минеральными веществами. Обсуждается связь растительности со всеми параметрами среды и дана оригинальная схема такого взаимодействия с учетом антропогенного влияния и взаимодействия с животными.

Третий раздел «Флористическая и историческая география растений», наиболее интересный и полный, снабжен огромным количеством оригинальных карт (всего в разделе 38 карт).

Каждый раздел, и этот особенно четко, строится от общего к частному. Сначала приводится карта мира, затем Европы, далее Скандинавии, затем Норвегии. В качестве мировой карты в данном разделе приведена карта «Флористические царства и области Земли», созданная А. Л. Тахтаджяном (1978) и опубликованная в его известной монографии «Флористические области Земли». Здесь эта карта названа «Флористические царства мира» (after Takhtajan, 1986), очевидно, использовалось английское издание книги.

Далее следует карта «Флористические провинции Европы». В этом же разделе приведена карта продвижения еловых лесов в голоцене из Восточной Фенноскандии. В текстовой части раздела рассматривается развитие жизни растений с ледникового периода, приведены классическая пыльцевая диаграмма, характеристика периодов голоцена.

Затем на основе карты А. Л. Тахтаджяна рассматривается флористическое районирование мира. Приводятся основные понятия флористики: флора, флористическое царство, флористическая область, флористическая провинция, флористический элемент. Даны характеристики флористических элементов Норвегии, 27 карт ареалов видов, характеризующих все типы геоэлементов, а также 8 карт, на которых сопоставлены связи ареалов с различными климатическими параметрами: изотермами января, осадками, максимальными температурами. Небольшая статья посвящена столетию флористических исследований в Норвегии — от Axel Blitt до Eilif Dahl.

Следующие 5 разделов посвящены растительности: типы растительности, зоны, секции, фитоэкологические области Норвегии, культурные ландшафты и фиторегионы. Здесь также много оригинальных, в том числе аналитических, карт, графиков, эколого-топографических профилей, различных схем, таблиц. Многие из них заслуживают не беглого упоминания, а тщательного изучения. В каждом разделе используется уже апробированная схема перехода от общего к частному.

Например, в четвертом разделе последовательно приведены карта основных типов естественной растительности мира, затем основных подразделений экосистем Норвегии, карта северной границы распространения широколиственных пород, карты болот и болотных регионов. Но наибольший интерес в этом разделе представляют графики, таблицы и различные другие аналитические материалы, например оригинальная экограмма (рис. 8), важнейшие типы и подтипы растительности в зонах и секторах Норвегии (табл. 1), связь типов болот и зональной растительности (рис. 11). Здесь же дается пример серии карт, производных от типологической карты растительности: фрагмент типологической «Карты растительности альпийского региона» м. 1 : 10 000 и составленные на ее основе карта мощности и продолжительности снежного покрова, карта пастбищ для овец, карта зимних пастбищ оленей.

Текстовая часть раздела содержит сведения о картах растительности, дает понятие об актуальной и потенциальной растительности, об использовании карт растительности. В ней имеется характеристика основных формаций, в которой для меня было важно, что Moen отделяет лесные топи (swamp woodland) от болот (mire) на уровне формаций, что совпадает с моей точкой зрения (Юрковская, 1995), тогда как многие болотоведы включают их в одну формацию (формация здесь понимается в западноевропейском смысле как безранговая категория, примерно равная типу растительности русской геоботанической школы).

Пятый раздел начинается картой ботанико-географических зон мира. Отдельно приведены карта зон Шпицбергена, карта зон растительности Норвегии и сопредельных стран (№ 69) и зон Норвегии (№ 70), последняя сопровождается таблицей распределения типологических категорий растительности по зонам.

Автор атласа применяет понятие «зона» как для широтной дифференциации растительности, так и для вертикальной дифференциации в горах (высотной поясности). Между тем эти понятия следует различать. Высотная дифференциация растительности имеет аналогию с широтной, но не идентична ей, а в высокогорьях появляются пояса, полностью сформированные категориями растительности, не имеющими аналогов на равнинах. И на карте № 69 весьма отчетливо прослеживается феномен, когда зональное расчленение равнинных территорий сменяется высотнопоясным. Уже в Швеции, а тем более в Норвегии широтная дифференциация растительности (зональность) хорошо выражена только на юге: неморальная, бореонеморальная и южная бореальная зоны. Остальные так называемые зоны (расположенные севернее) по существу являются поясами. Это прекрасно демонстрирует и рис. 15 (профиль через всю Норвегию).

Карта № 70 «Растительные зоны Норвегии» самая слабая в атласе, отражающая нечеткость позиции автора в распознавании категорий растительного покрова различного ранга и относящихся к разным системам. По существу это смесь зонального и высотно-поясного расчленения с фрагментами типологических категорий растительности. Кроме того, масштаб карты вполне позволял детализировать растительность горных вершин или выделить хотя бы альпийскую и арктическую зоны.

Самый же существенный недостаток атласа, который называется «Растительность», — отсутствие типологической карты растительности. И никакие графики и таблицы при всей их наглядности не заменят отсутствия такой карты. Это отсутствие несколько восполняется аналитическими картами, среди которых особенно карта № 74 показывает, что речь часто идет не о зонах, а о зональных типах сообществ, по особым, благоприятным местообитаниям проникающих южнее или севернее зональной границы.

Вообще довольно многочисленные аналитические карты, раскрывающие многие особенности растительного покрова Норвегии и его связей с различными факторами среды, — сильная сторона этого атласа.

Секции растительности являются темой шестого раздела атласа. Секции (сектора в русской ботанической географии) выделяются по градиенту океаничность—континентальность. В отличие от деления растительности на зоны, которые отражают дифференциацию в зависимости от летних температур, деление на сектора определяется гумидностью климата и зимними температурами. Для понимания особенностей и своеобразия растительности Норвегии, прижатой к океану, степень океаничности играет большую роль, и потому карта секций растительности Норвегии очень важна, но, по-моему, здесь также масштаб позволял провести бóльшую детализацию. Впрочем, это карта нового типа, поэтому особый раздел текста посвящен методике картирования. Этот раздел, как и предыдущие, снабжен рядом аналитических карт.

Следующий седьмой раздел «Растительность экологических регионов Норвегии» представляет комментарий к соответствующей карте, которая является комбинацией из 2 уже разобранных выше карт (№ 70 и 88) зон и секций. Картируемыми единицами в ней выступают отрезки сектора, подчиненные зональным категориям. Например, южнобореальная зона: слабо континентальная секция, индифферентная секция, слабо океаническая секция, заметно океаническая секция, высоко океаническая секция. Этот раздел иллюстрирован 5 экологическими профилями, пересекающими страну с запада на восток и расположенными почти параллельно с севера на юг.

Восьмой раздел посвящен связи культурных ландшафтов с регионами растительности.

В заключительном разделе атласа обсуждаются проблемы биоразнообразия в глобальной перспективе и применительно к Норвегии. Moen затрагивает вопросы сохранения биоразнообразия в Норвегии и охраны ее природы. Приведены карта охраняемых территорий Норвегии и карта физико-географического районирования северных стран Европы. В текстовой части раздела рассматриваются значение карт растительности регионов для целей охраны природы и сохранения биоразнообразия и ряд других тем.

Рецензируемое произведение — большой успех ботанической картографии Норвегии и в целом тематического картографирования. Атлас займет достойное место в ряду современных картографических произведений. Я бы, однако, назвала его «Флора и растительность Норвегии». С выходом этого атласа можно поздравить не только автора — это несомненно большой успех Национальной картографической службы Норвегии (Norwegian Mapping Authority). Это, как я уже указывала, не только картографическое, но и очень содержательное современное ботанико-географическое произведение. Атлас будет интересен широкому кругу читателей и не только ботаникам разных направлений, картографам, а также географам и зоогеографам, климатологам, специалистам по охране природы. Он может быть использован и как учебное пособие по таким дисциплинам, как биогеография, ботаническая география, геоботаника, картография растительности и др. Одновременно атлас доступен и широкому кругу любителей природы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 300 с.

Юрковская Т. К. Высшие единицы классификации растительности болот // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 28—33.

Takhtajan A. Floristic regions of the World. Berkeley; London, 1986. 552 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 I 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

INDEX OF NEW PLANT NAMES

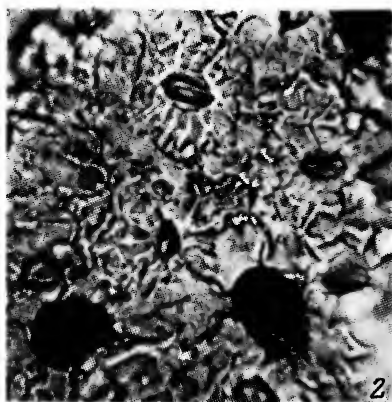
(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 6)

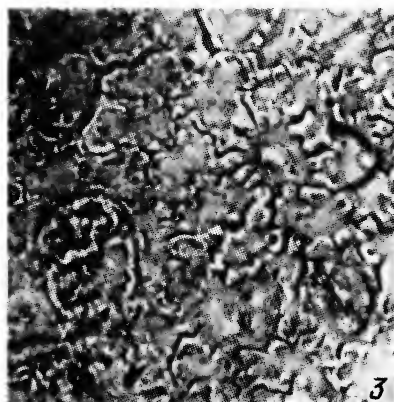
Ст

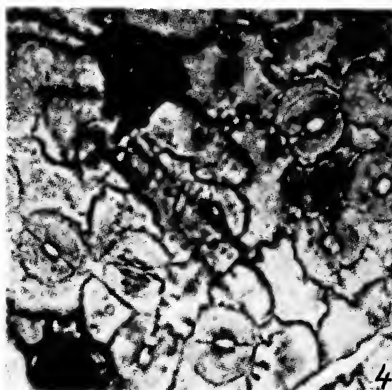
СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Ископаемые растения — plantae fossiles









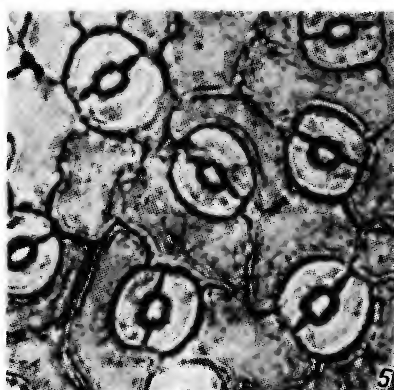


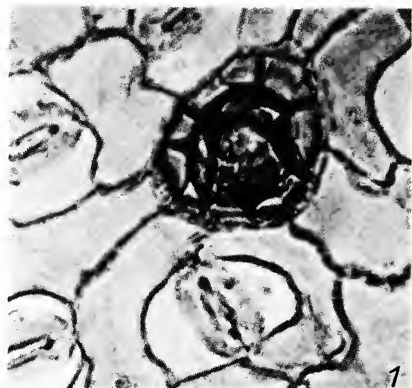
Plate I. External views of leaf lower epidermis, showing stomata (groups 1, 2, 5) LM ×400.

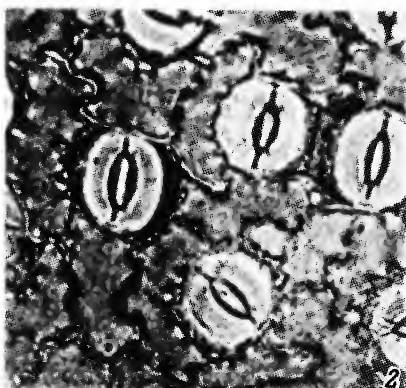
1 — Liriodendron tulipifera, 2 — Magnolia cubensis, 3 — Dugandiodendron ptaritepuianum, 4 — Magnolia sororum, 5 — Talauma gloriensis.

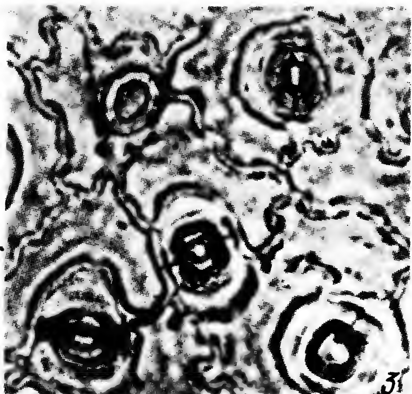
1

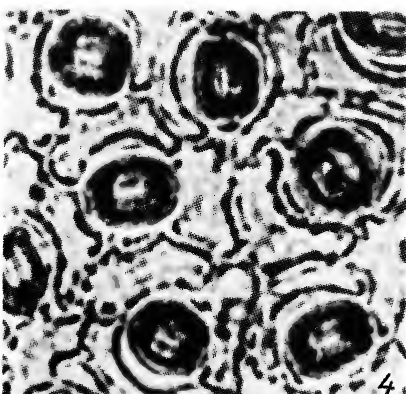
2

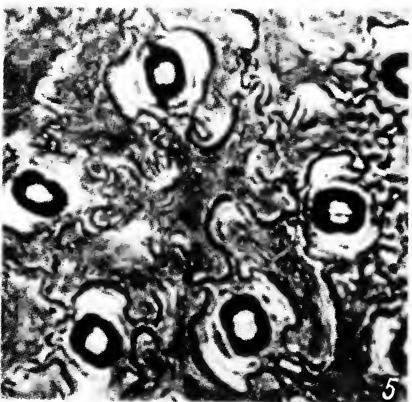
Plate II. Internal views of leaf lower epidermis, showing stomata (groups 3, 5) SEM.
1 — ***Dugandiodenron striatifolium***, ×2000; 2 — ***Magnolia grandiflora***, ×1320.











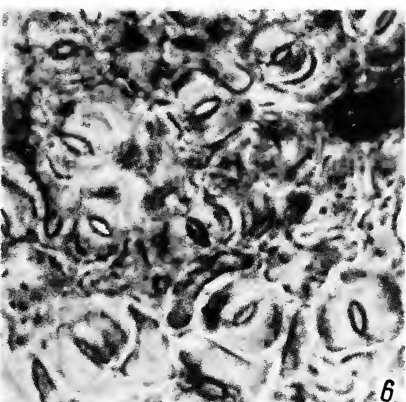
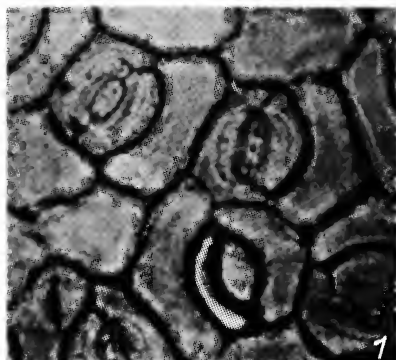
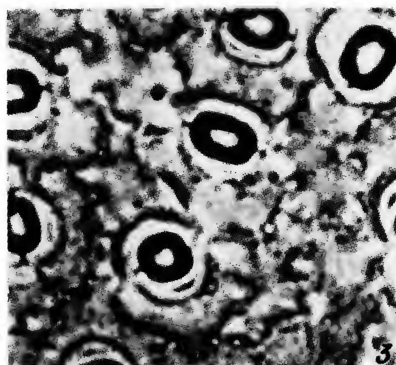


Plate III. External views of leaf lower epidermis, showing stomata (groups 8, 9) LM ×400.

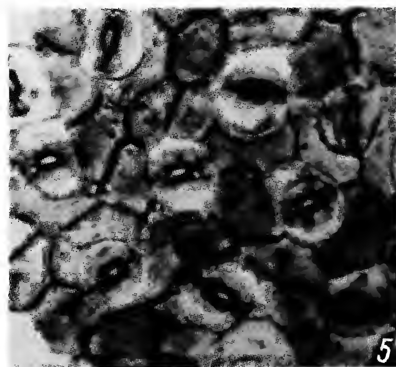
1 — Manglietia hainanensis, 2 — M. hookeri, 3 — Magnolia championii, 4 — M. pterocarpa, 5 — Talauma andamanica, 6 — Aromadendron elegans.











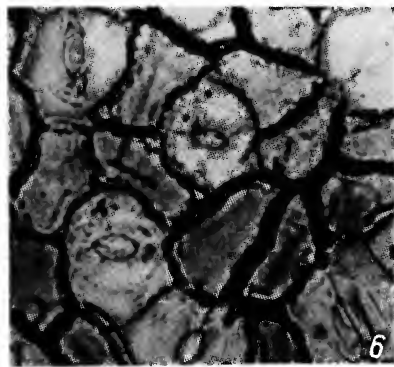


Plate IV. External views of leaf lower epidermis, showing stomata (groups 10, 11, 13, 14) LM ×400.

1 — Pachylarnax praecalva, 2 — Parakmeria lotungensis, 3 — Kmeria duperreana, 4 — Magnolia denudata, 5 — M. pe liana, 6 — Aromadendron nutans.







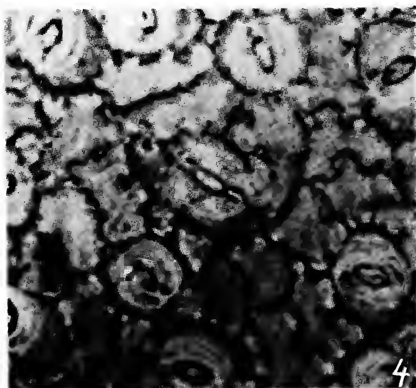






Plate V. External views of leaf lower epidermis, showing stomata (group 12) LM ×400.

1 — Michelia maudiae, 2 — M. punduana, 3 — M. yunnanensis, 4 — Alcimandra cathcartii, 5 — Paramichelia baillonii, 6 — Tsoongiodendron odorum.



Таблица I.

1—7 — *Sequoia affinis* (*2, 7* — ×3), кол. БИН 1185, обр. 4, 3, 72, 17; *8, 9* — *Pinus kovatschensis* (*9* — ×3), кол. БИН 1185, обр. 31; *10—13* — *Torreya kamtschatica* (*11, 13* — ×3), кол. БИН, 1185, обр. 33, 19; *14, 15* — *T. californica* (*15* — ×3), совр., оранжереи БИН.

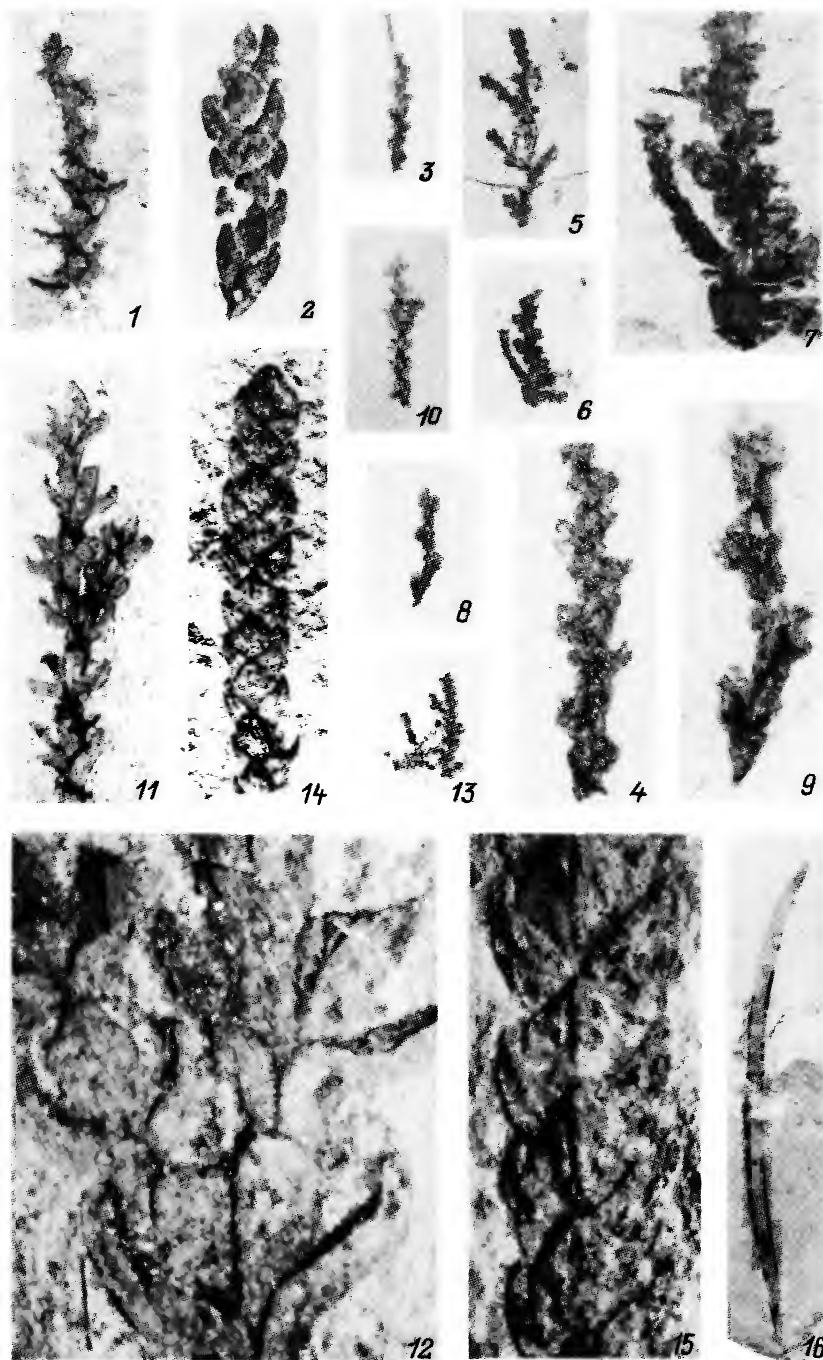


Таблица II.

1—15 — Thuites napanensis (*1, 2, 4, 7, 8, 11, 14* — ×3; *12, 15* — ×10), кол. БИН 1185, обр. 88, 92, 40, 1, 94, 10а;
16 — Torreya kamtschatica, кол. БИН 1185, обр. 25.



Таблица III.

1, 2 — *Macclintockia kovatschensis* (*2* — ×3), кол. БИН 1185, обр. 5; *3* — *Acer* sp., кол. БИН 1185, обр. 100; *4, 5* — *Dicotylophyllum beringianum*, кол. БИН 1185, обр. 103, 102, 104; *6—8* — *D. «cedrelafolium»*, кол. БИН 1185, обр. 11, 12, 101.

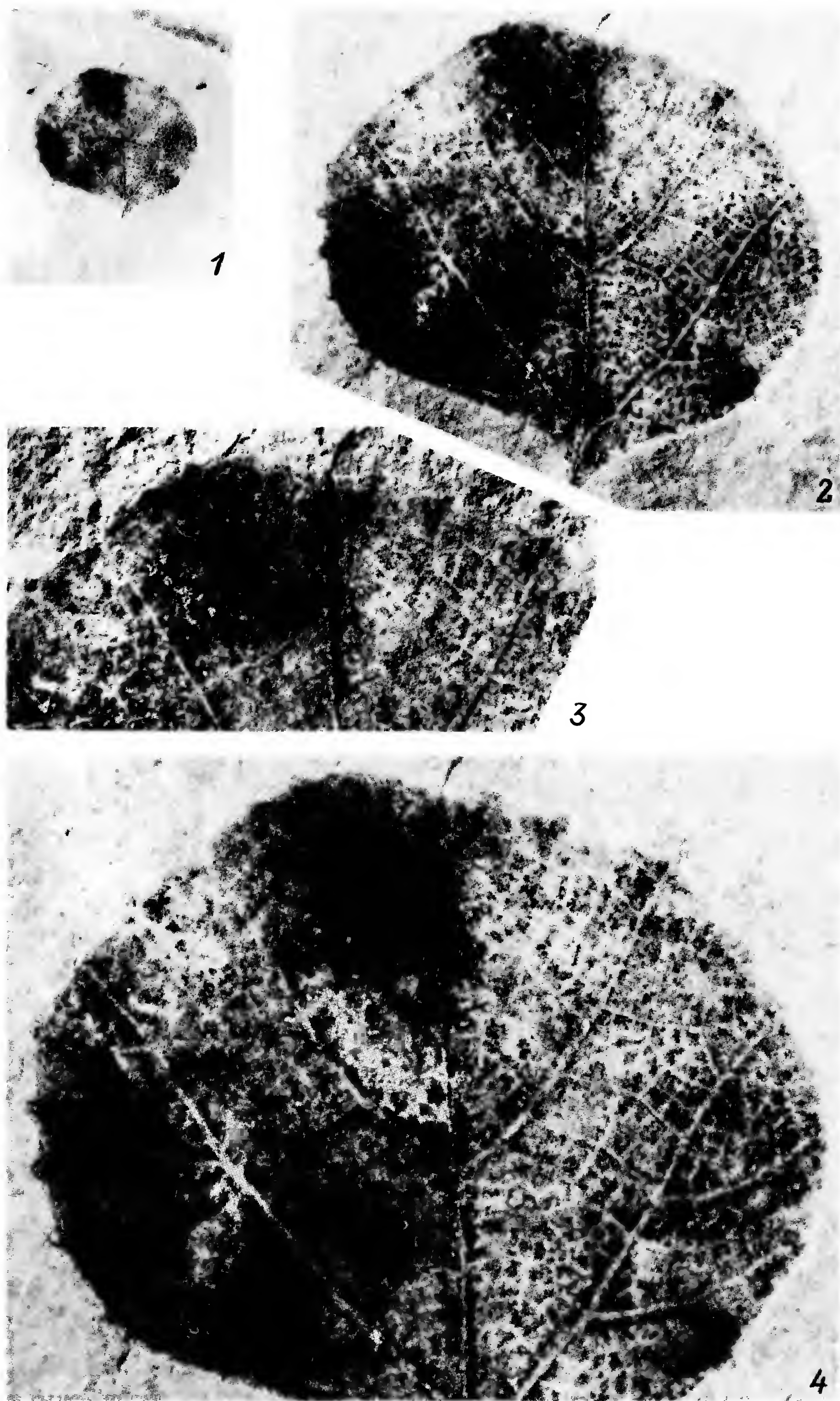


Таблица I. Голотип *Platanus hyrocanica* (обр. 17, кол. 3002).

1 — нат. вел.; *2* — ×3; *3*, *4* — ×5.

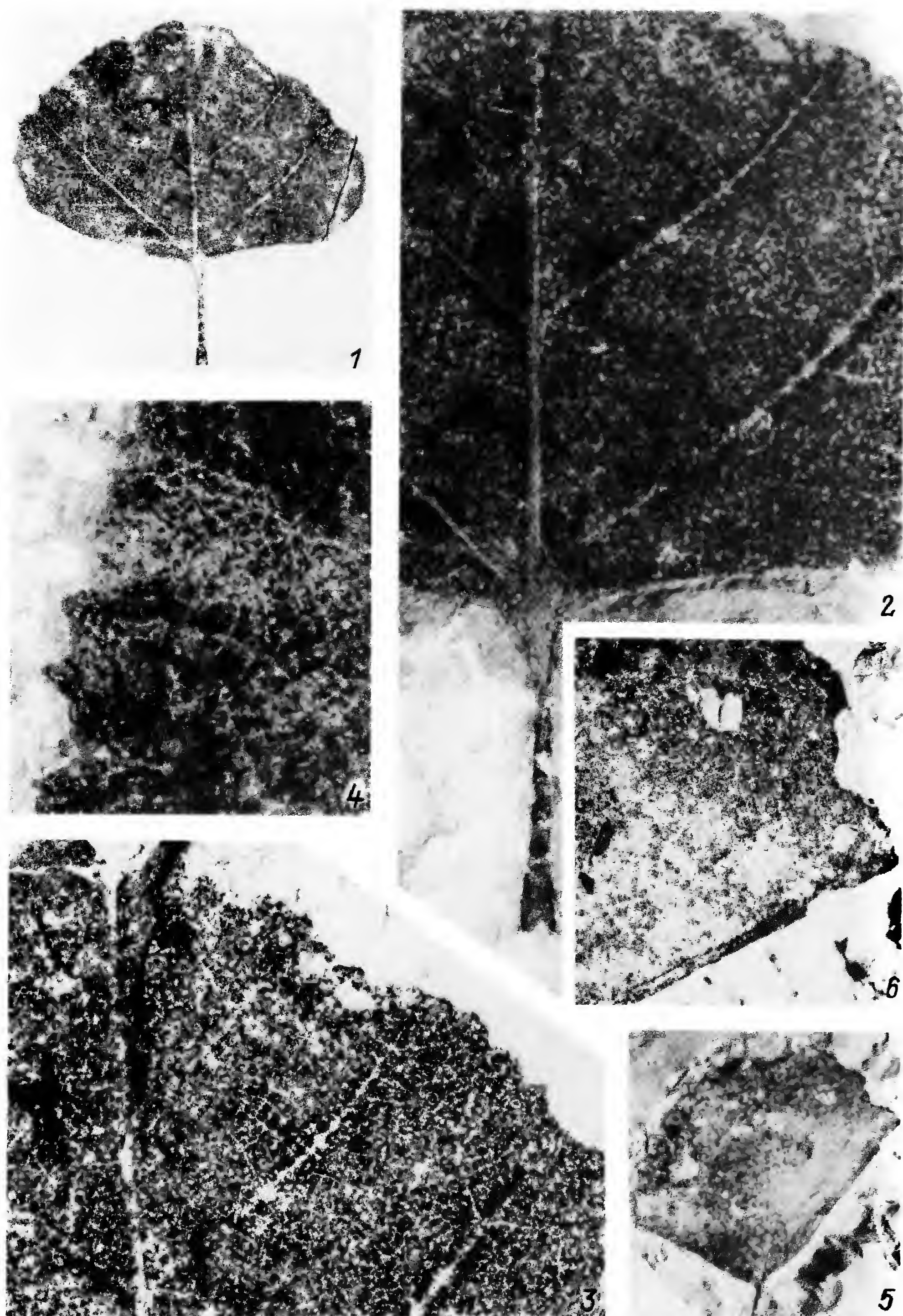


Таблица II. *Platanus daralagensis* (кол. 219).
1—4 — голотип, обр. 28а (*1* — нат. вел.; *2, 3* — ×3; *4* — ×5); *5, 6* — изотип, обр. 28б (*5* — нат. вел., *6* — ×3).

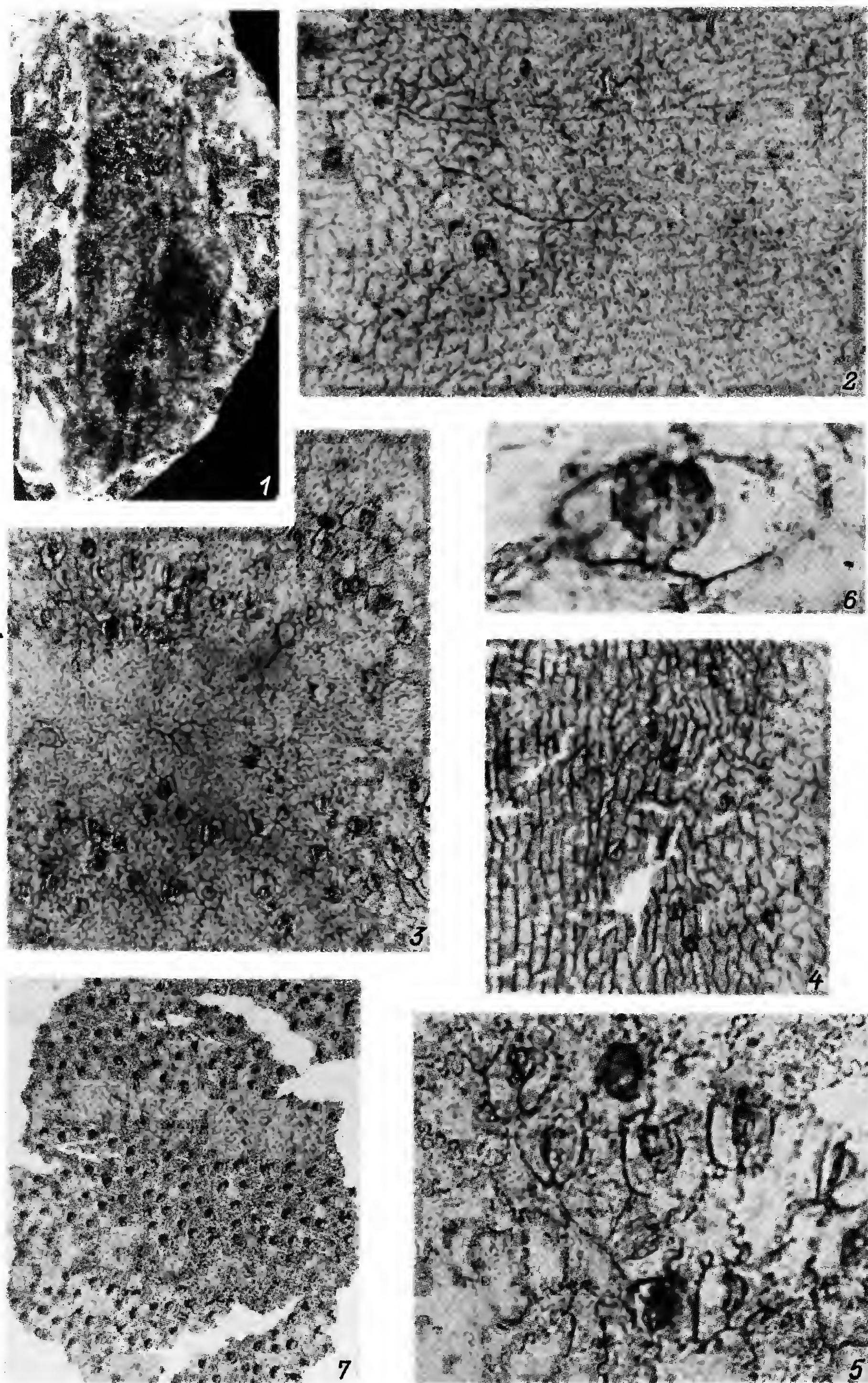


Таблица I.

1—6 — *Nilssoniopteris artemii* (обр. 1890/28): *1* — неполный цельный лист, нат. вел.; *2—3* — участки верхней и нижней эпидерм с узкими устьичными полосами, ×65; *4* — участок верхней эпидермы над основным стержнем с редкими основаниями волосков и клетками с прямыми стенками, ×65; *5* — часть устьичной полосы, ×160; *6* — устьице, ×360. *7* — *N. denticuligera* (обр. 344/5): часть нижней эпидермы с устьичными полосами равными безустьичным, ×65.

К с. 129

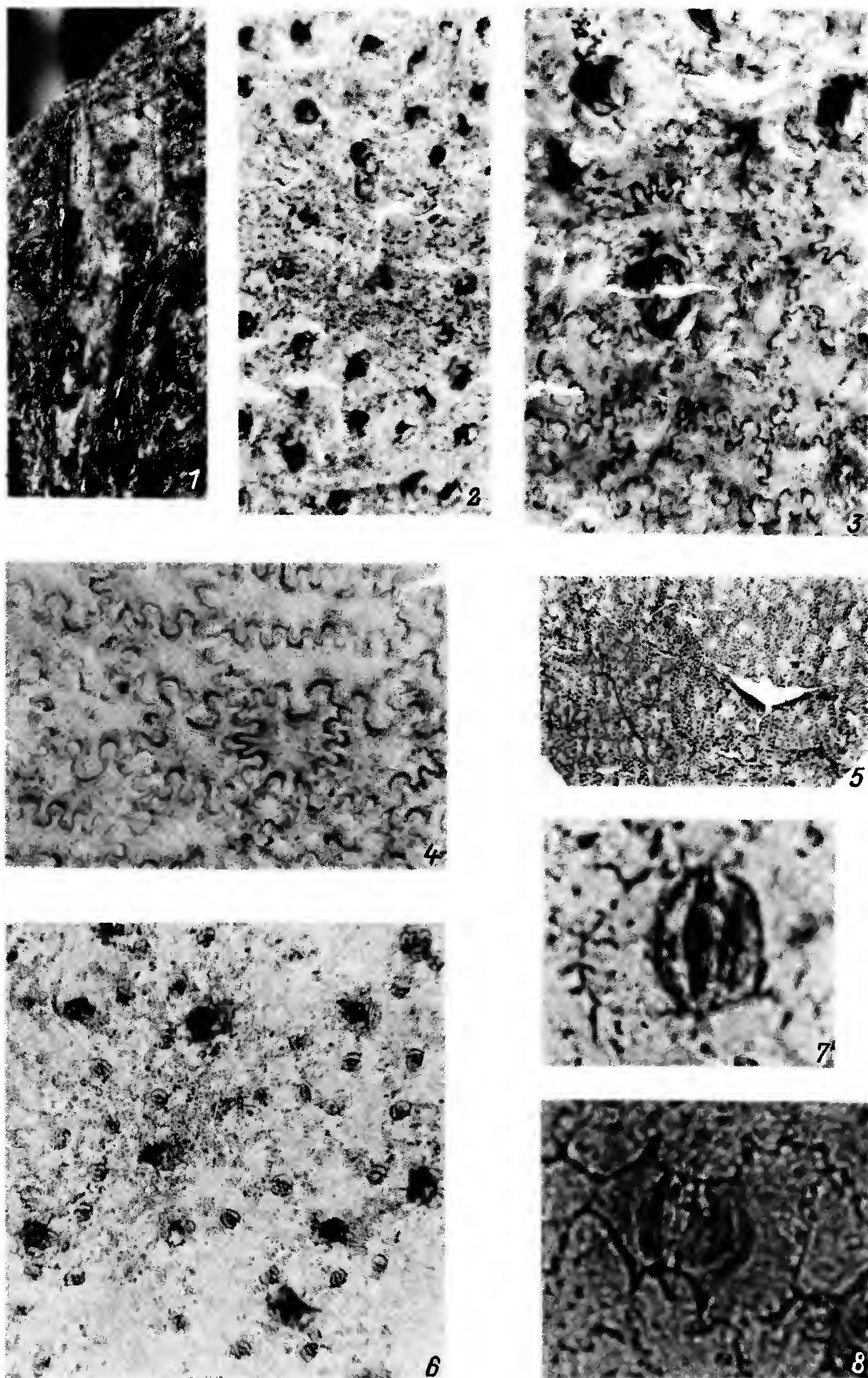


Таблица II.

1—4 — *Nilssoniopteris denticuligera* (обр. 344/5): *1* — отпечаток неполного листа, нат. вел.; *2, 3* — участки нижней эпидермы (*2* — ×110, *3* — ×240); *4* — клетки верхней эпидермы, ×240. *5—7* — *N. kokalensis* (обр. 2066/43): *5* — часть верхней эпидермы, ×65; *6* — часть нижней эпидермы с нечеткими устьичными полосами, ×65; *7* — устьице, ×360. *8* — *N. shairensis* (обр. 1664/18): устьице, ×360.

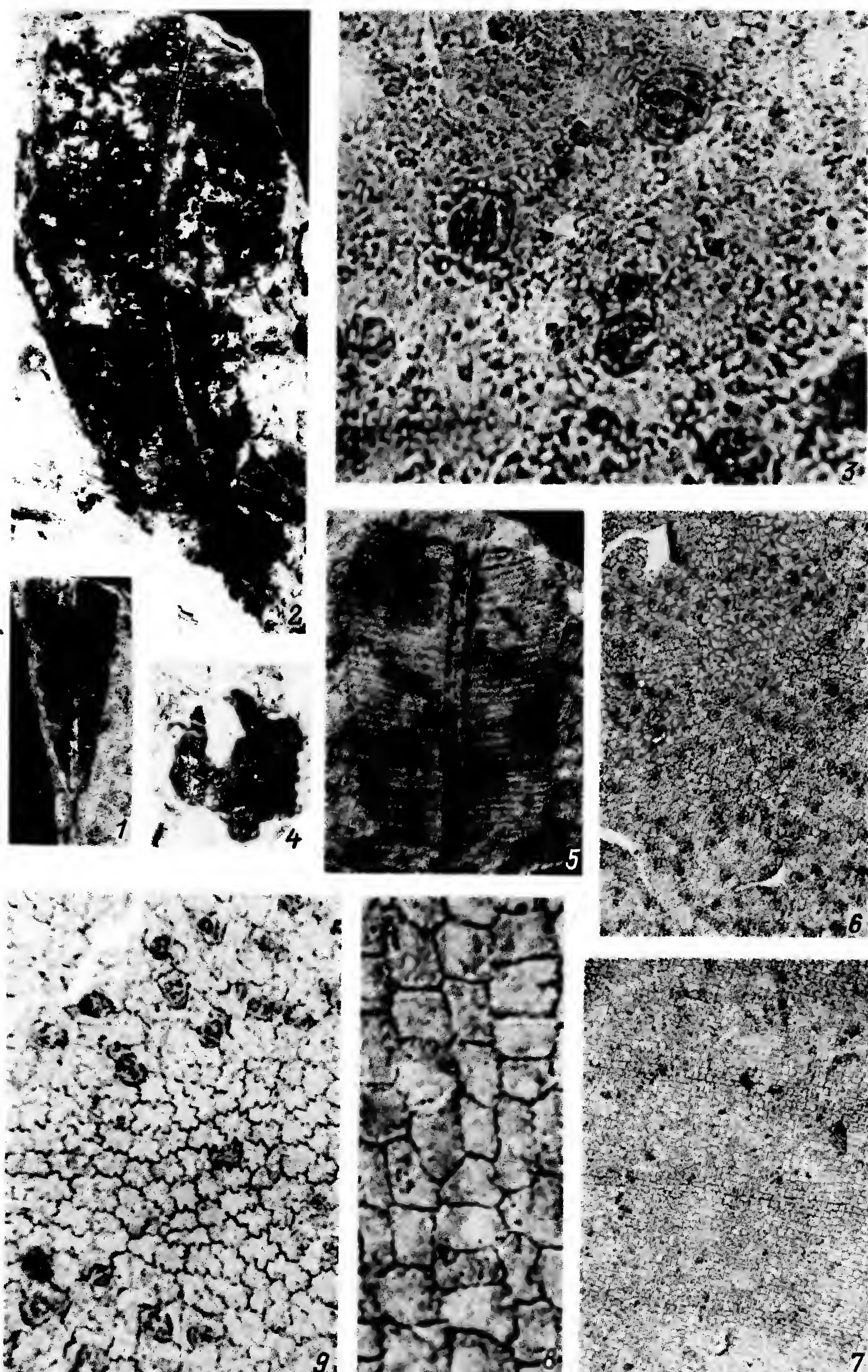
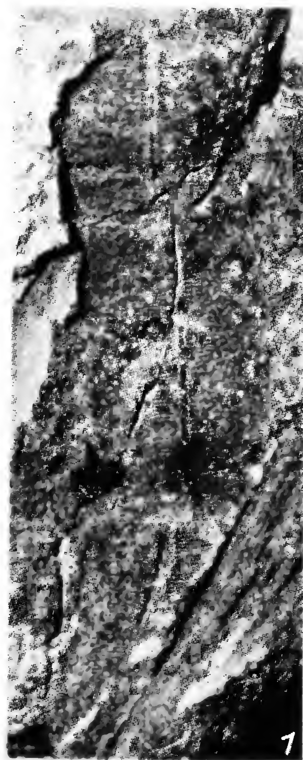
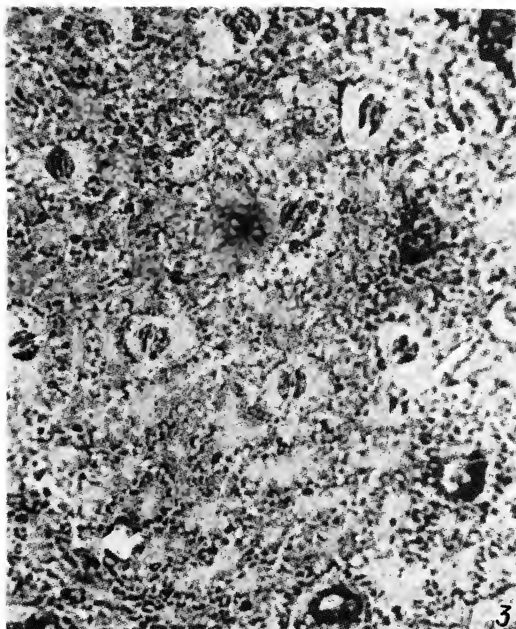
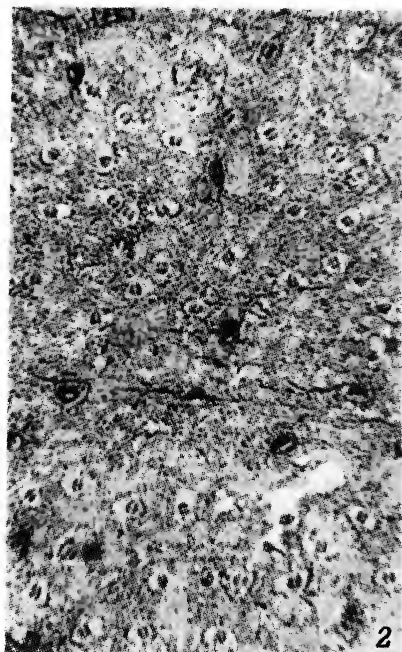


Таблица III.

1—3 — *Nilssoniopteris kokalensis*: *1*, *2* — отпечатки неполных листьев с оттянутым основанием, нат. вел. (*1* — голотип, обр. 2066/43; *2* — обр. 2055/43); *3* — часть устьичной полосы, ×240, обр. 2066/43. *4—9* — *N. shairensis*: *4*, *5* — отпечатки верхушки (*4*) и части (*5*) листа, нат. вел. (*4* — голотип, обр. 1664/18) *5* — обр. 1665/18); *6*, *7* — участки нижней эпидермы с широкими устьичными полосами (*6*) и верхней эпидермы (*7*), ×65; *8* — клетки верхней эпидермы, ×240; *9* — устьичные полосы и клетки нижней эпидермы, ×110 (*6—9* — обр. 1664/18).







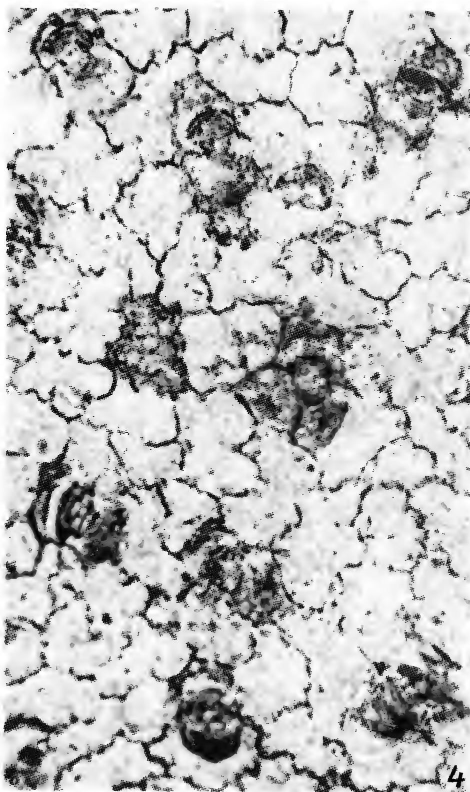
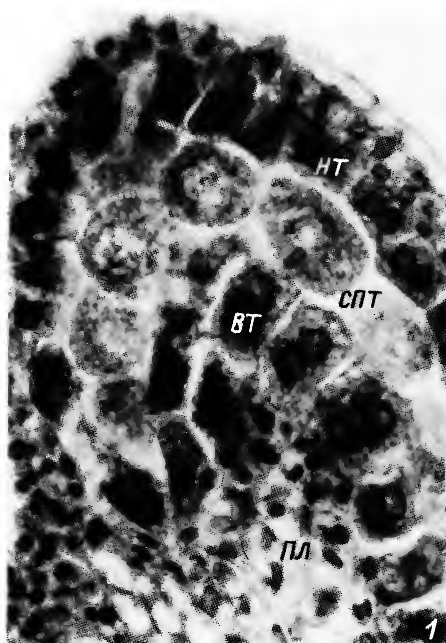
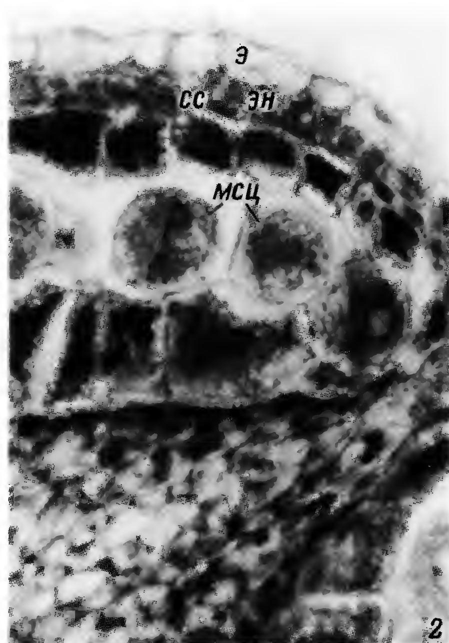
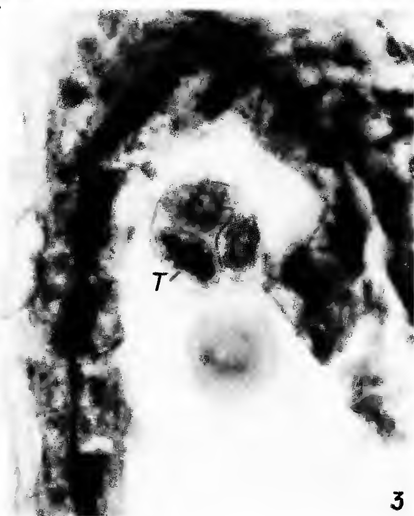


Таблица IV.

1—3 — *Nilssoniopteris zinae*: 1 — часть листа, нат. вел., голотип, обр. 1696/19; 2, 3 — часть нижней эпидермы с очень широкими устьичными полосами и редкими утолщенными основаниями волосков (2 — ×65, 3 — ×240), обр. 1696/19, 4 — *N. shairensis*, обр. 1664/18: часть нижней эпидермы, ×240.







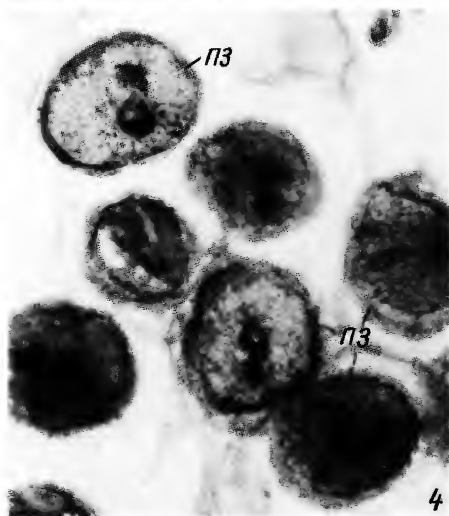
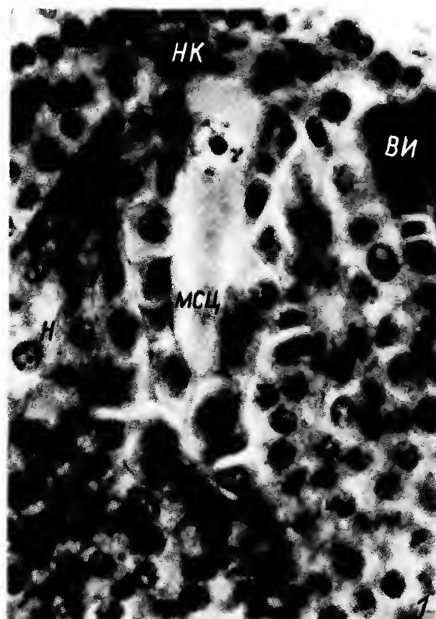
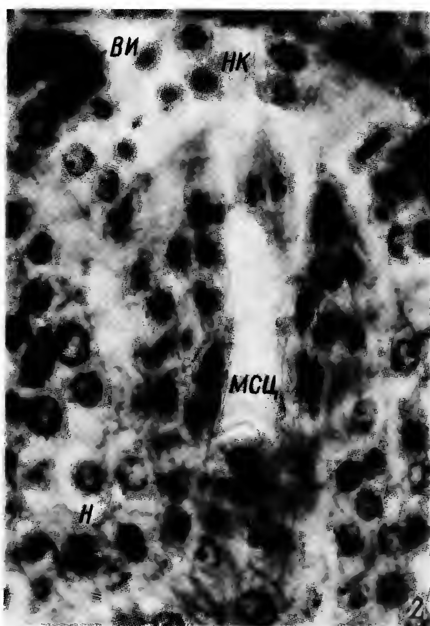


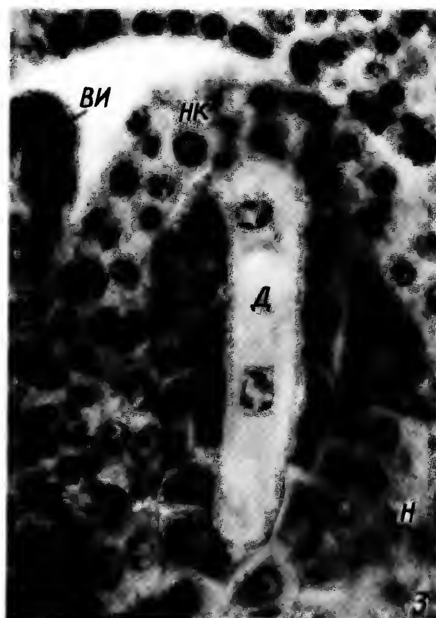
Таблица I. Микроспорогенез и формирование пыльцевого зерна у *Monarda festulosa*.

1 — стенка гнезда пыльника с развитой спорогенной тканью; 2 — формирование микроспороцитов; в тапетуме наблюдаются 2- и 4-ядерные клетки и клетки, несущие признаки дегенерации; 3 — тетрада микроспор; 4 — 2-клеточные пыльцевые зерна. *вт* — внутренний тапетум, *мсц* — микроспороциты, *нт* — наружный тапетум, *пз* — пыльцевое зерно, *пл* — плацентоид, *спт* — спорогенная ткань, *сс* — средний слой, *т* — тетрада микроспор, *э* — эпидерма, *эн* — эндотеций.

К с. 170







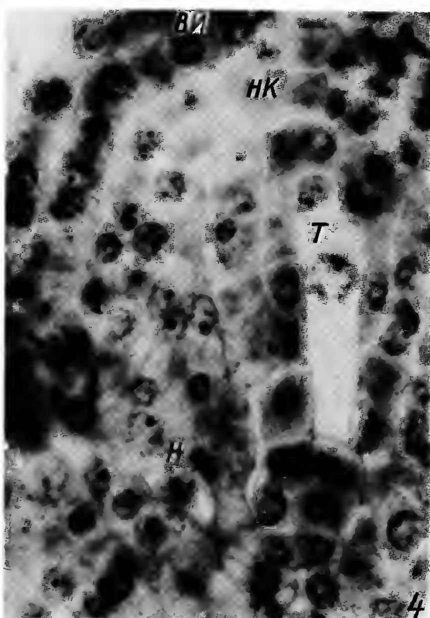


Таблица II. Мегаспорогенез в семязачатке *Zea mays*.

1 — мегаспороцит на стадии профазы первого деления мейоза (переход от диплотены к диакенезу); *2* — мегаспороцит на стадии метафазы мейоза I, веретено деления расположено в верхней трети клетки; *3* — диада мегаспор, микропилярная клетка меньше халазальной; *4* — *Т*-образная тетрада мегаспор, две микропилярные мегаспоры дегенерируют сразу же после деления ядер, формирование клеточной перегородки между ними не происходит. *ви* — внутренний интегумент, *д* — диада клеток, *мсц* — мегаспороцит, *н* — нуцеллус, *нк* — нуцеллярный колпачок, *т* — тетрада мегаспор.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. VOL. 85. N 6) Page

Индек
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 6) Стр.

ISSN 0006-8136 Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 6